

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A.M.,
P. BUCHNER-BRESLAU, W. VON BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH,
A. FISCHEL-WIEN, K. VON FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. VON GUTTENBERG-
ROSTOCK, W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, A. HASE-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN,
C. HERBST-HEIDELBERG, R. VON HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN,
H. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, S. KOSTYTSCHEW-LENINGRAD, A. KÜHN-GÖT-
TINGEN, K. LINSBAUER-GRAZ, H. LOHMANN-HAMBURG, W. VON MÖLLENDORFF-FREIBURG I.B.R.,
J. MEISENHEIMER-LEIPZIG, K. PETER-GREIFSWALD, H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGSHEIM-
PRAG, L. RHUMBLER-HANN. MÜNDE, B. ROMBEIS-MÜNCHEN, W. RÜHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-
ROSTOCK, J. SEILER-SCHLEDERLOHE, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRÜCK, G. TISCHLER-
KIEL, J. VON UEXKÜLL-HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-MÜNCHEN, F. WASSERMANN-
MÜNCHEN, E. WEINLAND-ERLANGEN, F. VON WETTSTEIN-GÖTTINGEN, H. WINKLER-HAMBURG,
H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT FÜR MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
BRESLAU ROSTOCK

15. BAND, 4. (SCHLUSS)-HEFT

MIT 149 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 9. NOVEMBER 1929)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1929

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschster Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzah hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank Berlin, Dep.-Kasse C

15. Band

Inhaltsverzeichnis.

4. Heft

Seite

Steiner, G., On the gross morphology of <i>Acrobeles</i> (<i>Acrobeles</i>) <i>crossotus</i> n. sp. (<i>Rhabditidae</i> , <i>Nematodes</i>) found in diseased bulbs of <i>Iris tingitana</i> Boiss. and Reut. with remarks on its ecology and life cycle. With 13 figures in the text.	547
May, Eduard, Beiträge zur Kenntnis der Hartteile der <i>Terediniden</i> (Moll. <i>Lamellibr.</i>) Mit 105 Textabbildungen	559
Boettger, Caesar R., Eingeschleppte Tiere in Berliner Gewächshäusern. Mit 2 Textabbildungen	674
Lundblad, O., Über den Begattungsvorgang bei einigen <i>Arrhenurus</i> -Arten. Mit 5 Textabbildungen	705
Kahl, Alfred, Persönliche Erwiderung auf Wetzels Kritik an meiner Bearbeitung der Gattung <i>Metopus</i> (<i>Infusoria heterotricha</i>). Mit 4 Textabbildungen	723
Schulze, Paul, Die heutige Verbreitung einzelner Tierarten im Lichte der erdgeschichtlichen Vergangenheit. (Besonders der Zecken (<i>Dermacentor reticulatus</i> Auct. und <i>Hyalomma marginatum</i> Koch.) Mit 6 Textabbildungen	735
Krieg, Hans, Biologische Reisestudien in Südamerika. XV. Zur Ökologie der großen Nager des Gran Chaco und seiner Grenzgebiete. Mit 14 Textabbildungen	755
Autorenverzeichnis	786

(Bureau of Plant Industry U. S. A. Department of Agriculture Washington, D. C.)

ON THE GROSS MORPHOLOGIE OF ACROBELES (ACROBELES)
CROSSOTUS N. SP. (RHABDITIDAE, NEMATODES) FOUND IN
DISEASED BULBS OF IRIS TINGITANA BOISS. AND REUT.
WITH REMARKS ON ITS ECOLOGY AND LIFE CYCLE.

By

G. STEINER.

With 13 figures in the text.

(Eingegangen am 22. Mai 1929.)

The nemic genus *Acrobeles* embraces a number of exceedingly interesting roundworms. The head end of all the members is crowned with a number of strange processes the significance of which has puzzled observers from the earliest times. In a recent paper, THORNE (1925) gave a highly detailed account of this genus with many new facts about the morphology, ecology and taxonomy of its members. To seven or eight old species he added about thirty new ones, mostly from the western part of the United States.

The cephalic appendages or probolae (a term introduced by THORNE) exhibit a great diversity of form in the various species. There are some species of *Acrobeles* approaching the genus *Cephalobus* that possess very small probolae, — becoming in these instances simply enlarged lips. Beginning with such simple forms, the probolae or processes develop more and more in size and elaborate structure. At first there is but a single inner circle of them, called labial probolae, but other forms exhibit also an outer or cephalic circle as in the case of the species dealt with in this paper. According to the presence of only the inner or labial circle of probolae or of a labial and cephalic (outer) circle as well, the genus is subdivided into the subgenera *Acrobelloides*, embracing the former, and *Acrobeles* s. str., including the latter (THORNE 1925).

The form under discussion belongs to the latter group and is one with very elaborate and highly developed labial and cephalic probolae. It most closely resembles *Acrobeles* (*Acrobeles*) *complexus* THORNE, but differs from it in the diagnostic characters given on page 558. A review of all the species of the present genus proves them to be quite uniform in size, in shape of body and in most of the structures except these probolae. Why this great diversity of form, size and structure here? Has this morphological richness a functional significance?

From the point of view of comparative morphology, both circles of probolae, the labial as well as the cephalic, must be considered as formations of the lip region, because in all the known forms the circle of cephalic papillae surrounds them. Compared with a more typical nema, the probolae have arisen in the region between the mouth opening and the cephalic papillae. It would therefore be a mistake to homologize the cephalic probolae with the cephalic papillae. Both the labial and the cephalic probolae of *Acrobeles* are labial structures, outside of which there is the normal circle of cephalic papillae and still farther out follow the

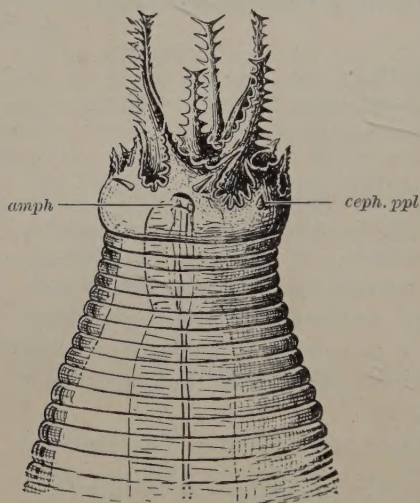


Fig. 1.

Fig. 1. *Acrobeles (Acrobeles) crossotus* n. sp. Side view of head end; amph, amphid; ceph. ppl, cephalic papillae. About 2460 $\times$.

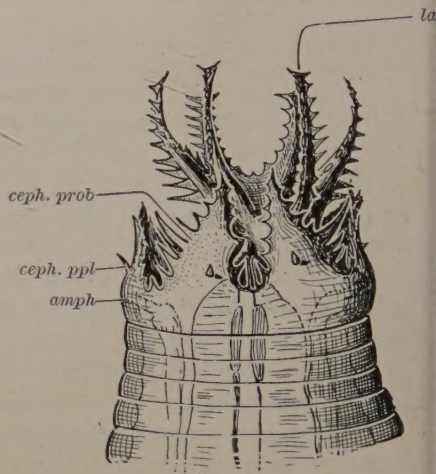


Fig. 2.

Fig. 2. Same species. Head end in ventral view; amph, amphid; ceph. ppl cephalic papillae; ceph. prob, cephalic probola; lab. prob, labial probola. About 3225 $\times$.

two amphids or lateral organs. This becomes clear immediately from a study of figs. 1, 2, and especially 5.

The Labial Probolae.

These consist of three bifurcated, somewhat antler-like structures emerging directly from the edge of the triangular oral opening. The labial probolae are located dorsally and ventrosubmedially and exhibit a triradiate arrangement, which however, is but a disguised hexradiate one, a fact that becomes evident at once, if the head end of one of these animals is studied from in front (fig. 5). Each branch of these probolae has its own root or base, either dorso-submedial, lateral or ventro-submedial. The presence of a connecting membrane between the two dorso-submedial ones and between a lateral and a ventro-submedial, thus coupling them

in three pairs, changes the hexradiate arrangement into a triradiate one. All these bifurcated probolae are alike in size and structure. A rigid, stiff, somewhat conical stem or axis forms the skeleton of each branch and supports the above mentioned membrane and the triangular tines that edge them. As these labial probolae have a circum-oral position, the triangular tines border their peripheral sides; in no instance do they have a centripetal or a centrifugal arrangement. In the present form these tines are very pointed and higher than their base is wide. Apparently they can not be moved independently but are stiff. Seven to eight such tines were noted on each side of one of these labial processes. The apical tines are only slightly larger than the others, are of the same form (fig. 3) and point outward and forward.

The Cephalic Probolae.

The cephalic probolae, forming an outer circle to the labial ones, although still located inside the circle of cephalic papillae, have a more pronounced hexradiate arrangement than the labial probolae. There are six such cephalic probolae, — one each dorso-submedial, lateral and ventro-submedial. As may be seen from a comparison of figs. 3 and 4, these cephalic processes resemble the labial ones in form, and, while they are not so large, they are, however, wider and more asymmetrical. A central stem or axis is

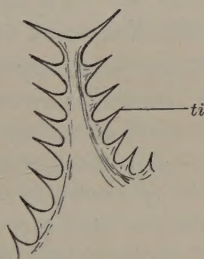


Fig. 3.

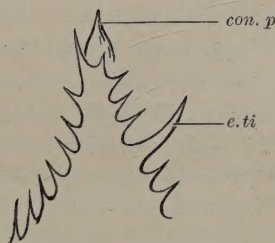


Fig. 4.

Fig. 3. Sketch of a branch of a labial probola: *ti*, one of the tines. — Fig. 4. Sketch of a cephalic probola with the pointed cone inside of it; *con. p*, conical point inside of cephalic probola; *e. ti*, tooth-like curved and enlarged tine.

absent; the entire process has a more membranous nature, but is very stiff. It can be seen from fig. 5 that these cephalic processes are concave on the outside and convex toward the oral opening, being curved in the opposite direction to the rounding of the head. As has been stated, they have a decided asymmetrical form. As shown in figs. 1, 2 and 4, the apical point of each process is not located exactly over the center but is shifted to one side. The sides of the process do not exhibit therefore the same inclination. Furthermore, the less inclined side has one tine which is much longer than the others. In profile it has the shape of a tooth. The number of tines on each process seems to be about the same as in the labial probolae, that is 7—8. The cephalic probolae have a single forward-pointing apical point or tine, decidedly differing from the two diverging apical tines or terminal points of the labial pro-

bolae. A careful study of these asymmetric cephalic probolae brings out the fact that the two dorso-submedial ones turn the sides with the tooth-like tines toward each other and the lateral and ventro-submedial ones face each other in the same manner. Therefore the two ventro-submedial cephalic probolae turn to each other with the more upright side and approach each other closely along the ventromedial line. Only a relatively small passage is left ventromedially between them. The lateral cephalic probolae are related to the dorsosubmedial ones in the same way, leaving another such narrow passage dorsolaterally. The tines on the bottom of these narrow passages are longer and thinner than the others (see fig. 2) but as a whole, the tines of the cephalic probolae are not of the same uniform size and shape as those of the labial probolae. Through this asymmetric form the six cephalic probolae naturally group themselves into three pairs, two located dorsolaterally and one ventromedially. Their apical points thus protrude into the space left open between the pairs of labial probolae. Undoubtedly this arrangement is not without functional significance and will be considered further.

The Six Cones and Ridges.

The head of this *Acrobeles* presents still another feature not yet described for any other species. Immediately inside the apical point of each cephalic process is a conical, also pointed, process (fig. 4); in profile view, it is easily mistaken for the apical point of the cephalic probola but can well be distinguished from it by careful focusing. In a front view, these conical points are each at the end of a curved apophysis or ridge which

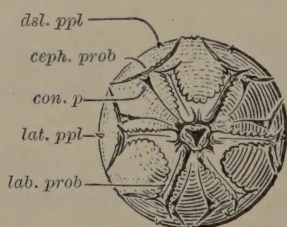


Fig. 5. Front view of head end; *ceph. prob.*, cephalic probola; *con. p.*, conical point; *dsl. ppl.* dorsosubmedial cephalic papilla; *lat. ppl.*, lateral cephalic papilla; *lab. prob.*, labial probola. About, 2460 $\times$.

begins at the corner of the triangular oral opening (fig. 5) and curves toward the cephalic probola. These apophyses are surface structures which seem to get higher toward the conical point just mentioned. A connection between this conical process and the neighboring cephalic probola has not yet been observed, but may exist. Whether these conical points are sensory organs like labial papillae could not be decided. It might be that the apophysis or ridge is, in reality, a membrane which grows higher toward the aforementioned cones, the latter being principally supporting stems for the membranes. Since these structures can be seen only from in front, a definite statement can not yet be made. Before the discussion of the functional significance of these elaborate structures is undertaken, it is of value to consider the three groups of head organs in their relative positions to each other.

The Structural Coordination of the Various Processes.

There are the labial probolae, each a pair of prongs, connected with a membrane, one probola being dorsal and the others ventrosubmedial. Each probola is separated from the other by the above mentioned apophyses with their cones or ridges. These ridges turn their concave side toward the labial probolae. Observed from in front, each of the labial probolae forms a structural unit with one apophysis left and one right and a pair of cephalic probolae. There are three such groups of head processes corresponding to the three lips, a dorsal and two ventrosubmedial. Their nature as labial structures altogether seems therefore to be evidenced in their grouping.

The Functional Significance of these Head Structures.

It is extremely difficult to gather observations as to the function of the various head structures described because of their minuteness and the sluggishness and small size of the animals themselves. The present specimens were found on decaying bulbs of *Iris tingitana*. They occurred mixed with *Tylenchus dipsaci*, *Aphelenchus agricola*, another *Aphelenchus*, various *Rhabdites* and *Cephalobi*; bacteria and fungi were abundant. Seven adult specimens of the present *Acrobeles* were isolated on March 29, 1928 and kept in a drop of water with a small piece of the *Iris* bulb. The water was changed from time to time and also new pieces of food were added. By this method it was possible to keep the specimens until the end of May, and three even to the end of June, when all died. Many attempts were made to observe the head structures in action and thereby reach a better understanding of their functional significance. It was seen that by opening the mouth, the base of the labial probolae would be moved forward and the prongs with their tines would thus be put outward and backward until they formed a circle with the cephalic probolae. Each pair of prongs of the labial probolae came to be placed in the wide gap between the cephalic probolae facing each other with the side having the long tooth-like tine. It might even be that this tooth-like tine is the arresting point of the outward and backward movement of the prongs of the labial probolae. This movement was seen again and again and is apparently the only movement made by the labial probolae. All three of the latter are always moved synchronically. Never have the cephalic probolae been seen to move. Living specimens observed under high power would often turn their heads toward the coverglass, and either stem their head against it or adhere to it by a sucking movement (in this connection see THORNE 1925, p. 173). In so doing, the above described action of the labial probolae was observed frequently. The structural unit formed by each labial probola with a flanking cephalic probola and a cone and apophysis on each side forms also a functional unit. But what is the

result or the purpose of this outward and backward movement of the labial prongs with their tines? In falling back to the level of the cephalic probolae and the cones with their apophyses, they form altogether one unified system of ridges, membranes and openings. By this action of the labial probolae all the structures are unified to form what undoubtedly is best termed a sifting apparatus. This conception is still strengthened by the fact that definite runways leading to the mouth are formed when the labial probolae are thus opened. All these observations and considerations suggest that the entire apparatus is connected with the feeding habits of these nemas. Unfortunately only a few actual observations concerning the feeding action and feeding behavior of the present species could be made. Most of the time the specimens would move slowly in the culture fluid and no indication of an ingestive action was seen. But in a number of cases the nemas had torn from a piece of Iris bulb a pellet and held it at the oral opening inside the surrounding crown of processes just described. These pellets of torn off tissue consisted of fibers, remains of cell walls and, mixed with them, globules of the former cell contents. These pellets were held by the nemas often for several days without apparent change; their size did not seem to decrease thereby, showing that no part of them was swallowed. The specimens holding these tissue pieces or pellets were often seen to move the valvulae in the terminal bulb of the oesophagus, indicating a stream through the oesophageal channel into the intestine, but in no instance were food particles seen to pass. Sometimes such specimens would make intensive body-movements, as if struggling. They gave the impression of trying to rid their head end of the above mentioned pellets. Yet a true judgment of this behavior is difficult. If these observations are considered critically, the fact that parts of tissue of the Iris bulb were torn off by different specimens in the described manner must be regarded as a natural and normal action. Undoubtedly the specimens intended to feed on the Iris bulb tissue. But in no case a swallowing of the torn off tissue, or part of it, was observed. How is this to be explained? Since, as mentioned, the pieces of Iris bulb seized by the nemas were kept for days between the surrounding head structures, the conception could be advanced that the nemas were sucking some smaller food from between the globules of protoplasm, fibers and remains of cell walls. Such smaller food material could consist of bacteria or liquid substances. There are no observations either to prove or deny this conception. A second possibility is that in spite of close observation, it escaped attention if some of the globules of protoplasm were swallowed with the exception of two cases in which apparently a few such globules were observed in the anterior part of the intestinal cavity.

It seems improbable that entire pellets of torn off tissue could have

been swallowed without this being observed. In no instance did the result of a close examination of the intestine show even the slightest indication that such a thing had happened.

It was said that the various head structures formed a kind of sieve when the labial probolae were opened and folded back to the circle of the other more peripheral structures. A closer study of the entire apparatus (see figs. 1, 2 et 5), however, shows that a sifting action would be possible only at the edge of the basket-like retainer which is formed when the labial probolae are opened and placed in position with the cephalic probolae. It seems therefore that the apparatus as a whole is less a sifting mechanism than a directing and guiding agency for food particles. More properly it might be termed a trapping well or a trapping bow net and be compared with the anterior end or crown of certain sedentary *Rotifers*, especially forms like *Stephanoceros fimbriatus* (GOLDF.). But while in these latter forms the apparatus is used in a passive mode, the *Acrobeles* apparently use it in a more active manner as a tool. It has been mentioned above that in observing the specimens which had seized and torn off a pellet of *Iris* tissue, the observer had the impression that they tried to rid themselves of these seemingly hindering pieces. Might this be interpreted to mean that the specimens desired only to suck on the wounded tissue and then accidentally tore off a piece? This again cannot be settled. It might be thought that these nemas would feed on diseased or wounded plant tissue by putting their headend on it and exerting a sucking action, thus ingesting bacteria living in the cells, cell plasma or liquid food material. Hence, it is still impossible to give exact facts as to the nature of the food on which the present *Acrobeles* lives. All the evidence, however, tends to support the idea that the described cephalic structures are connected with the intake of food and feeding modes. They certainly are not of a sensory nature, since neither in the labial nor cephalic probolae were nervous structures seen. The possibility of the above mentioned cones being perhaps of sensory function would not change the main significance of the apparatus as a whole. Also the conception of these structures as a breathing organ or an apparatus for gas metabolism seems wholly excluded, since no internal fluids are seen to penetrate into these processes and membranes, which seem to be of cuticular nature. The idea that these structures might be of locomotory significance, e. g., a boring device, is not supported by facts, but such a function seems also to be excluded by the shape of the structures.

Soil animals as a whole have few external appendages on the body and exhibit rather a tendency to reduce and suppress all such formations because they are a hindrance to free movement in this particular medium or environment. The fact that all members of the genus *Acrobeles* seem to prefer sandy and light soils might be a direct result of this relation.

The great diversity in size, in elaborateness of structure and in the number of head processes in the various species of the genus *Acrobeles* is best understood if they are considered as structures for the seizure and intake of food. The gradual development of such structures, then, has for its "raison d'être" a more and more pronounced fitness, a specialization to a certain kind of food, or a certain mode for seizing it.

Compared with the richness and elaborateness of the external apparatus for the seizure of the food, the internal one for its preparation for digestion and its transportation to the intestine is of remarkable uniformity in all the numerous species of the genus. The oesophagus is very similar in all the species; THORNE observed, however, some variety in the arrangement and armature of the cuticularized plates of the oral cavity. This seems to indicate that the physical nature of the food taken by the various species is much alike, but that the manner in which it is collected varies greatly.

Other Morphological Features of Interest in *Acrobeles* (*Acrobeles*) *crossotus*.

1. *The Integument.* The cuticle is annulated; if studied on living specimens these annules always seem to be smooth but after fixation with osmium mixtures fine longitudinal striae were seen on the ring surface, especially toward the tail end. There are two lateral membranes or wings; they are very distinct on living specimens, but rather obscure on fixed ones. As pictured in fig. 9, these membranes are crenate, but the incisions are somewhat irregular and do not occur according to the annulation. As drawn in figs. 8 and 9 the two membranes are low but distinctly elevated over the body surface. On the living specimen the annules of the cuticle seemed to terminate along the lateral line and the ends of each dorsal and ventral half ring seemed to be connected by a special ribbon. On fixed specimens, however, these structures were never seen and it appeared then that the rings were continuous over this lateral region. The wings begin anteriorly in the region of the nerve-ring and end posteriorly on the tail.

Both deirids (lateral papillae in the region of the nerve-ring) and phasmids (papillae-like structures in the lateral region of the tail) were seen in both sexes.

The amphids, or lateral organs, open slightly dorsad behind the lateral cephalic papillae; the oval transverse opening leads into a cylindrical tube which apparently contains the terminals.

The Oesophagus is of typical cephaloid form; the terminal bulb (fig. 6) contains a triple set of internal structures; first, most anteriorly, three convex valvulae with a ribbed surface, then a set of three anvil-like pieces, which are moved according to the motions of the above valvulae (fig. 7).

One surface of these anvil-like pieces is crenate and apparently serves as a rolling plane for the ribbed surface of the valvulae. Finally there is a set of three longitudinal rod-like thickenings of the wall of the bulb cavity.

The *Intestine* consists of flat polygonal cells-about five in a cross section. A suspensory and also a constrictor muscle were seen at the beginning of the rectum; the latter is about four-fifths as long as the anal body diameter.

The *Excretory Pore* opens ventrad of the nerve-ring but its canal could be distinguished

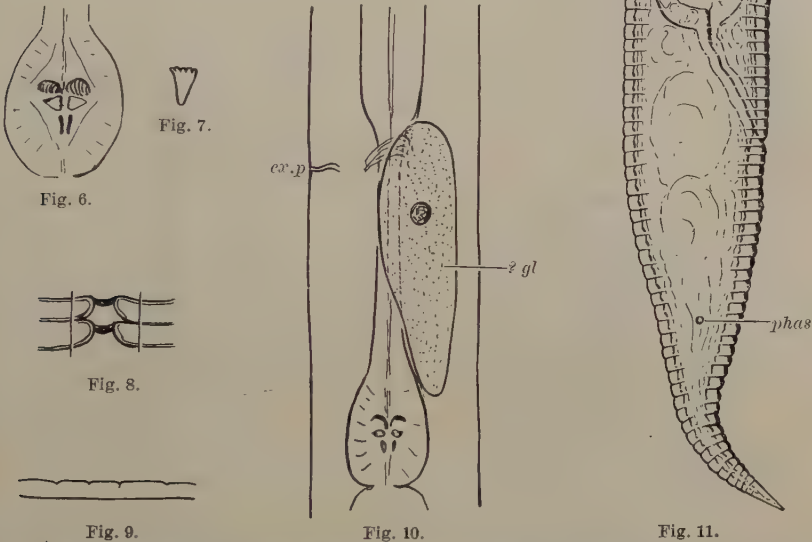


Fig. 6. The terminal bulb of the oesophagus with the three sets of valvulae. — Fig. 7. One of the three anvil-like pieces in the oesophageal bulb. — Fig. 8. Cuticular rings as they join in the lateral region and as they appear in a living specimen; the two lateral wings are also seen. — Fig. 9. A side view of one of the lateral wings. — Fig. 10. Sketch of the region of the oesophageal isthmus with the excretory pore (*ex. p*) and the large, perhaps glandular cell (? *gl*). — Fig. 11. Tail end of female; *phas*, phasid. About 1200 $\times$.

only for a short distance and no gland connected with it was seen. However, in living specimens a large, apparently glandular, cell was seen in the space dorsad to the oesophageal isthmus (see fig. 10). The significance of this cell remains a puzzle.

The *Sexual Apparatus* of the female closely resembles that of other known species; the single uterus extends forward, is reflexed and extends back past the vulva, and the succeeding ovary is again bent forward so that its end lies just behind the vulva. However, there is another apparently new observation to record in this connection; after copulation the vulva of the female is covered with a cement mass as shown in

fig. 12. Such copulation marks are well known in some species of *Rhabditis*, but are observed only here and there in other nemic genera.

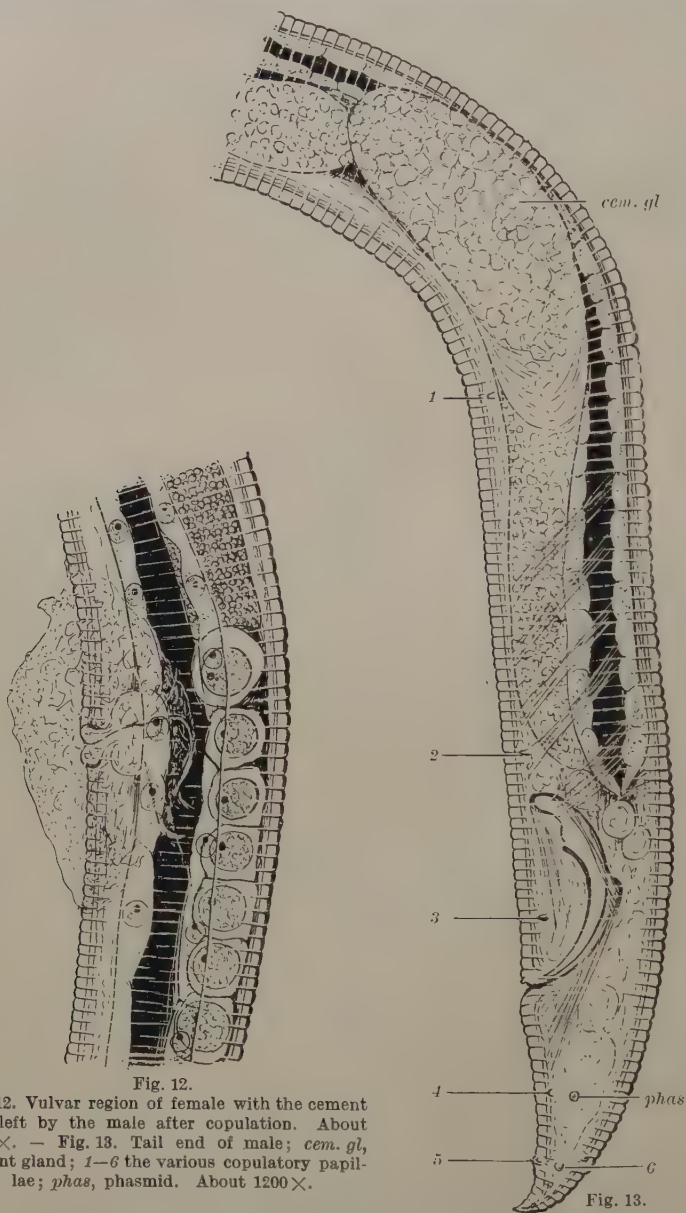


Fig. 12. Vulvar region of female with the cement flap left by the male after copulation. About 1200 $\times$. — Fig. 13. Tail end of male; *cem. gl*, cement gland; 1–6 the various copulatory papillae; *phas*, phasid. About 1200 $\times$.

Fig. 13.

The Male is the producer of this cement and the present species is seemingly the first of all the *Acrobeles* forms in which these cement-

producing glands have been observed. Such glands either were lacking in the other known species, or were simply overlooked. The latter might be true, since the glands are clearly distinguishable only in living specimens. As might be seen in fig. 13, the glands are remarkably large, extending forward from the rectum to more than three times the length of the tail; apparently there is a left and a right gland. There is a single testis, of which a short end portion is reflexed. The sperms are globular. The other male characters are similar to those of other members of the genus (see fig. 13).

Remarks About the Life Cycle.

As already mentioned, a few adult specimens of the present species were isolated in a separate culture at the end of March and two survived until the middle of June. On the 10th of May the first deposited egg was observed. There was a total of seven eggs deposited, but only two hatched larvae were observed, the first one on the 21st of May. These larvae seemed to have the same cephalic processes as the adults; however, a close examination was not made because both larvae perished and were lost.

These observations seem to prove that the life of the present species extends over at least a few months, since adult specimens were kept for two and one-half months. The number of eggs produced is apparently small and the development slow. The present form is undoubtedly amphigonic or bisexual and copulation is necessary for the production of fertile eggs.

The economic Significance of the present form and other *Acrobeles* species.

The fact that various *Acrobeles* species are again and again found in diseased plants always raises anew the question as to their economic significance. Some two years ago a species was observed in a leaf of a wheat seedling and recently a large number of another species was found associated with *Tylenchus similis* in the root of a tea plant (STEINER 1929); a third species had been observed, together with other nemas, in diseased peanut plants.

Undoubtedly some of the *Acrobeles* species seem to have a preference for diseased plants. Probably they are only of secondary significance in connection with the diseased conditions of these plants. If they feed on disease-producing organism, e. g., bacteria, and digest them, they certainly would be helpful; but if these organism should leave their intestinal canal in a living condition, they would only aid in their spread and be detrimental. From the point of view of the plant pathologist, they should therefore be regarded with a watchful eye, their association with

disease and decay being a rather unfavorable sign. If the observed mode of tearing tissue into pieces is a normal performance, it would not better their status. Our present knowledge may be summarized as follows: *Acrobeles* *Acrobeles crossotus*, and some other species of this genus, probably belong to those secondary agents which help break down a plant that has been weakened and prepared by a primary disease agent, or injured in such a way that the tissue is opened for their entrance.

Diagnosis of the New Species. *Acrobeles* (*Acrobeles*) *with smooth cuticular annules, with double, slightly crenate lateral wings; labial probolae with acute outward and forward directed end tines; all tines higher than wide; cephalic probolae triangular, asymmetrical; tines irregular, one on the less inclined side enlarged, curved forward, not geniculate; a pointed one inside each cephalic probolum connected by a ridge with the edge of the oral opening; cephalic setae short, papillate; in the male the first preanal pair of papillae about one-third of the spicula length in front of the anus; second pair twice this distance in front of the anus; on the tail one pair of papillae in the latitude of the phasmids, and in front of the tail end two papillae on each side; male with a large cement gland on each side in front of the anus; female with twice reflexed ovary.*

Literature Cited.

- Steiner, G.: Parasitic Nemas on Peanuts in South Africa. Zbl. Bakter., 2. Abt. **67**, 351—365 (1926). — On *Tylenchus similis* Cobb (Tylenchidae, Nematodes) as a Parasite in the Roots of the Tea Plant (*Thea sinensis*), its Sexual Dimorphism and its Other Nemic Associates in the Same Host. In print. (1929). — Thorne, Gerald: The Genus *Acrobeles* von Linstow 1887. Trans. amer. microsc. Soc. **44**, 171—210, fig. 1—40 (1925).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Frankfurt a. M.)

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER HARTTEILE
DER TEREDINIDEN (MOLL. LAMELLIBR.).

Von

EDUARD MAY.

Mit 105 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Mai 1929.)

Disposition.	Seite
I. Einleitung	560
II. Historischer Überblick	560
III. Material und Methode	562
IV. Allgemeine Charakteristik der Terediniden	563
V. Die Schalen der Terediniden und die angrenzenden Weichteile . .	564
1. Die Morphologie der Schale	564
A. Terminologische Einführung	564
B. Form und Oberflächenstruktur der einzelnen Schalentteile nebst biologischen Bemerkungen	567
a) Das Feildreieck	567
b) Das Zahndreieck	571
c) Das Faserdreieck.	572
d) Das Streifendreieck	572
e) Das Aurikel.	572
2. Der Feinbau der Schale	573
3. Anatomie und Histologie des vorderen Mantelabschnittes nebst biologischen Bemerkungen	574
4. Variabilität und Wachstum der Schale in ihrer Bedeutung für die Systematik	579
A. Die verschiedenen seitherigen Ansichten über die systematische Wertigkeit der Teredinidenschale.	579
B. Entscheidende Untersuchungen über die Verwendungsmöglich- keit der Teredinidenschale zu Zwecken der Systematik und De- termination	580
VI. Die Paletten der Terediniden und die angrenzenden Weichteile . .	605
1. Die Morphologie der Paletten.	605
A. Terminologische Einführung	605
B. Form, Oberflächenstruktur und Feinbau der Paletten . . .	605
a) Die Paletten vom <i>Bankia</i> -Typus	605
b) Die Paletten vom <i>Teredo</i> -Typus.	610
2. Die Befestigung und Funktion der Paletten	615

3. Die Entstehung der Paletten sowie die Anatomie und Histologie des kaudalen Körperabschnittes	618
4. Variabilität und Wachstum der Paletten in ihrer Bedeutung für die engere Systematik	624
VII. Die Stammesgeschichte der Terediniden auf Grund der Palettenformen	629
1. Betrachtung der rezenten Palettenformen	629
2. Die Bedeutung der fossilen Terediniden für die Stammesgeschichte	645
3. Die geographische Verbreitung der Terediniden im Hinblick auf die Stammesgeschichte nebst anatomisch-biologischen Bemerkungen	652
4. Der Stammbaum der Terediniden	663
VIII. Die Kalkröhren der Terediniden	668
IX. Zusammenfassung	670

I. Einleitung.

Die Beschäftigung mit den Terediniden, die lange Zeit fast ganz vernachlässigt worden war, hat in den letzten Jahren erheblich zugenommen, und neuerdings haben nicht nur, wie seither, französische und englische, sondern auch deutsche und amerikanische Zoologen ihre Kenntnisse in den Dienst der Erforschung jener seltsamen und so überaus schädlichen Weichtiere gestellt.

Die nicht nur in Deutschland, sondern in fast allen übrigen Kulturländern herrschende schlechte wirtschaftliche Lage, hat die angewandte Zoologie zu einem Faktor von nicht zu unterschätzender Bedeutung erhoben, dem allenthalben das größte Interesse entgegengebracht wird. Rationelle und durchgreifende Bekämpfungsmaßnahmen können aber nur dann ausgearbeitet und zur Anwendung gebracht werden, wenn der Schädling, gegen den der Mensch den Kampf aufnehmen will, durch und durch bekannt und seine Biologie eingehend erforscht ist. Genaue Kenntnis des Schädlings ist also das erste Erfordernis; erst dann kann an die Bearbeitung der Bekämpfungsfrage herangetreten werden.

Oftmals ist es nicht leicht, an Hand einiger Untersuchungsreihen ein Tier oder gar eine Tiergruppe erschöpfend zu behandeln. Oft entsprechen die Ergebnisse nicht den gehegten Erwartungen, und oft muß man sich mit dem Aneinanderreihen von Einzelergebnissen begnügen, wo eine zusammenfassende Darstellung wünschenswert gewesen wäre. In diesem Sinne möchte ich auch meine nun folgenden Untersuchungsergebnisse aufgefaßt wissen, die sowohl systematisch-phylogenetische, als auch anatomisch-biologische Einzelheiten über die Terediniden bringen. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß ein tief im Binnenlande lebender Zoologe, der nur gelegentlich und auf kurze Zeit ans Meer kommt, in der Hauptsache auf konserviertes Material angewiesen ist, das seinem Eifer oft unüberbrückbare Grenzen setzt und ihn manche Probleme nur stückweise verfolgen läßt.

II. Historischer Überblick.

Da die durch die Schiffsbohrwürmer angerichteten Schäden so verheerender und auffälliger Natur sind, ist es nicht weiter verwunderlich, daß sie bereits in den Schriften des Altertums und Mittelalters Erwähnung finden. Diesen Hinweisen dürfte jedoch nur sehr selten ein brauchbarer wissenschaftlicher Wert zukommen; sie sind wohl lediglich für den Historiker von Interesse. In einer unlängst erschienenen Arbeit hat MOLL (1928) eine ausführliche Zusammenstellung jener alten Literaturstellen gegeben, auf die hier verwiesen sei.

Die ersten, auch für den heutigen Zoologen noch beachtenswerten Bearbeitungen der Terediniden erschienen in den dreißiger Jahren des 18. Jahrhunderts,

wo große, durch den Schiffsbohrwurm verursachte Katastrophen (Deichbrüche in Holland) den Anlaß zu einer eingehenden Beschäftigung mit dem Schädling gaben. So kennen wir aus dem Jahre 1733 drei große Monographien (v. PUTON, MASSUET und SELLUS), die neben einer Schilderung des Tieres und der von ihm verursachten Zerstörungen auch Angaben über die Bekämpfung enthalten. Diesen Werken schließt sich eine im Jahre 1735 entstandene Arbeit von ABRAHAM DE BRUYN an, womit die erste Periode in der Geschichte der Teredinidenforschung ihren Abschluß erreicht.

Das erste Werk der zweiten Periode, das selbst der moderne Forscher nicht umgehen darf, ist eine Arbeit von DESHAYES (1847), die zum ersten Male eine ausführliche und im wesentlichen richtige Anatomie bringt und manche Irrtümer der bereits im Jahre 1806 erschienenen Arbeit von HOME beseitigt. Fast gleichzeitig mit dem DESHAYESSchen Werke erschienen die Abhandlungen von QUATREFAGES, v. BAUMHAUER und THOMPSON, die eine Erweiterung der anatomischen und physiologischen, sowie die ersten entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse (QUATREFAGES) brachten. Seit dieser Zeit hat die Beschäftigung mit den Terediniden niemals ganz aufgehört, doch handelt es sich bei allen Erscheinungen der Folgezeit fast nur um rein systematische Beschreibungen auf Grund der Hartteile, abgesehen von einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit HATSCHKEs (1880), die jedoch nur ein allgemein ontogenetisches Interesse hat, da die zur Untersuchung verwandten allerjüngsten Stadien des Schiffsbohrwurmes keine für die Terediniden *allein* charakteristischen Schlüsse zulassen.

Zu Ausgang des 19. Jahrhunderts endlich eröffnet eine Arbeit von BEUK (1899) die dritte Periode. Die BEUKschen Untersuchungen bringen anatomische Einzelheiten; auch finden wir hier die ersten zaghaften Versuche zur Begründung einer vergleichenden Anatomie, sowie das Bestreben, anatomische Merkmale der Systematik dienstbar zu machen. Mit der Arbeit von BEUK setzt jene eingangs erwähnte, intensivere Beschäftigung mit den Terediniden ein, die von Jahr zu Jahr zugenommen hat. Der weitaus größte Teil der in dem gegenwärtigen Jahrhundert bis jetzt publizierten Arbeiten stammt von amerikanischen Autoren. Abgesehen von einer größeren anatomischen Arbeit SIGERFOOS' (1908) handelt es sich um kleine Veröffentlichungen, die Beiträge zur Systematik, Anatomie, Physiologie, Ökologie, Bekämpfung usw. bringen.

Was bis heute noch fehlt, ist außer einer gründlichen Revision der Systematik eine eingehende Kenntnis des Baues und der Entstehung der Hartteile sowie eine Untersuchung über deren systematische und phylogenetische Bedeutung. Ferner bedürfen unsere bisherigen zoogeographischen und anatomischen Kenntnisse allenthalben der Ergänzung; auch ein Teil der Entwicklungsgeschichte ist noch unbekannt. Über die Biologie werden im Laufe genannter Untersuchungen weitere Einzelheiten bekannt werden, so daß wir letzten Endes, trotz des Mißlingens fast aller Versuche, die Hoffnung auf ein wirklich rentables und brauchbares Bekämpfungsmittel nicht ganz aufzugeben brauchen.

Meine nun folgenden Untersuchungen behandeln den Bau, die Entstehung und das Wachstum der Hartteile, sowie die systematische und phylogenetische Bedeutung der Schalen und Paletten. Dazwischen finden sich biologische und anatomische Beobachtungen. Nach Abschluß der noch fortlaufenden anatomischen Untersuchungen soll die Grundlage einer vergleichenden Anatomie der Terediniden erscheinen, die in einer deszendenztheoretischen Betrachtung der Terediniden in bezug auf die übrigen bohrenden Mollusken und den Molluskentammbaum überhaupt ihren Abschluß finden wird. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen dürften erst in späterer Zeit in Angriff genommen werden.

III. Material und Methode.

Zur Untersuchung gelangten in der Hauptsache Exemplare von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ und *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN.

Die *Teredo*-Exemplare stammten aus Wilhelmshaven, Bohuslän (Schweden) und Helgoland, *Bankia* (*Bankia*) *capensis* aus der Lüderitzbucht (Südafrika). Zu anatomischen Untersuchungen stand mir noch Material von den verschiedensten Fundorten zur Verfügung, das jedoch seines überaus schlechten Erhaltungszustandes wegen so gut wie keine Verwendung finden konnte.

Zwecks Gewinnung einer unverletzten Schale bzw. Palette, wurde das Vorder- bzw. Hinterende des Tieres etwa 3 Minuten lang in Leitungswasser gekocht, worauf sich die Hartteile leicht vom Körper lösten.

Die Schalen und Paletten wurden unter dem Binokular oder Mikroskop in auffallendem Lichte auf ihre Oberflächenstruktur hin untersucht. Oft erwies es sich als notwendig (z. B. bei der Bestimmung der Struktur der zum Abraspeln des Holzes dienenden Schalenteile), eine Untersuchung in durchfallendem Lichte auszuführen. Hierzu eigneten sich die halbdurchsichtigen Schalen junger Tiere recht gut. Noch bessere Resultate konnten durch ein Wegätzen augenblicklich unwichtiger, dicker Schichten bei gleichzeitiger Schonung der zu untersuchenden Außenseite erzielt werden. Hierzu wurde die zu untersuchende Außenseite eines Schalenstückchens in heißes Paraffin getaucht und nach dem Erkalten in verdünnte Salz- oder Salpetersäure gelegt. Der Ätzbvorgang konnte unter dem Binokular verfolgt und bei genügender Durchsichtigkeit der oberen Schicht unterbrochen werden. Nach dem Auswaschen und Trocknen gelangte das Objekt über Xylol in Kanadabalsam und war zur endgültigen Untersuchung fertig.

Zur Erkennung des mikroskopischen Feinbaues der Schale wurden An- und Dünnschliffe hergestellt, nachdem die Schalenteile zuvor in Kollolith (von VOGT und HOCHGESANG in Göttingen) eingeschmolzen worden waren. Zum Schleifen dienten drehbare Schmirgel- und Mattglasscheiben, wie sie zu geologischen Arbeiten Verwendung finden.

Die Messungen wurden teils unter dem Mikroskop unter Verwendung eines Okularmikrometers, teils unter dem Binokular auf $\frac{1}{10}$ mm-Papier ausgeführt.

Zwecks anatomisch-histologischer Untersuchung der vorderen schalenragenden Weichteile kamen die Tiere in 70%igen Alkohol, dem 5% reine, nichtrauchende Salpetersäure zugesetzt worden waren. Nach einigen Tagen waren die Schalen weggelöst, ohne daß die Gewebe irgendwelchen Schaden genommen hatten. Bei den in BOUINScher Fixierungsflüssigkeit oder in PETRUNKEWITSCHS Gemisch fixierten Tieren war eine Nachbehandlung nicht mehr nötig, da die in den genannten Fixierungs-

gemischen von Haus aus vorhandene Säure bereits während der Dauer des Fixierens die Hartteile weggelöst hatte.

Bezüglich des Fixierens überhaupt konnte die Beobachtung gemacht werden, daß bei der Behandlung des Teredinidengewebes keine besondere Vorsicht zu walten braucht. Tiere, die nur in 70% Alkohol fixiert worden waren, ergaben genau so gute Bilder wie die mit den spezifischen Fixierungsgemischen (nach BOUIN, PETRUNKEWITSCH und andere) behandelten.

Die anatomische Untersuchung wurde teils im Präparierbecken unter Wasser oder Alkohol, teils an Paraffinschnitten vorgenommen. Zur Verwendung gelangte in der Hauptsache Paraffin vom Schmelzpunkt 56° C, in das die Tiere über Xylolparaffin aus Xylol übertragen wurden. Mehrtägiger Aufenthalt im Thermostat beeinträchtigte weder das Aussehen noch die Schneidefähigkeit des Gewebes. Erhebliche Schwierigkeiten beim Schneiden verursachten diejenigen Exemplare, die jahrzehntelang in denaturiertem Spiritus gelegen hatten. Hier konnte durch Einbetten in Paraffin vom Schmelzpunkt 60° C oder gar 70° C die Schneidefähigkeit ein wenig erhöht werden. Je nach den Erfordernissen wurden Schnitte von 5 μ oder 10 μ angefertigt, doch erwies sich eine Schnittdicke von 10 μ fast in allen Fällen als brauchbar.

Gefärbt wurde mit MAYERSchem Hämalan, das in den meisten Fällen die schönsten und aufschlußreichsten Bilder ergab. Daneben kamen Färbungen mit Säurekarmin, Mucikarmin und Methylenblau mit Erfolg zur Anwendung. Eine Behandlung der Schnitte nach dem HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinverfahren ergab nur in wenigen Fällen befriedigende Resultate.

Sehr gute Übersichtsbilder konnten nach dem KUHLSchen Kollodiumverfahren gewonnen werden. Hier erwies sich eine Stückfärbung mit Karmin als sehr zweckmäßig, die durch nachherige Schnittfärbung mit Hämalan ergänzt werden konnte.

IV. Allgemeine Charakteristik der Terediniden.

Die Terediniden gehören zu den Lamellibranchiern und unter diesen wieder zu den Adesmaceen. Sie besitzen eine langgestreckte, drehrunde, walzen- oder wurmförmige Gestalt, die zu einem ihrer Vulgarnamen (Schiffsbohrwurm) Anlaß gegeben hat. Der Mantel liegt dem Körper dicht an und ist auf der Ventralseite verwachsen. Nur ganz vorne, zwischen den Schalen, läßt er eine kleine Öffnung frei, die dem stempelartigen Fuß den Durchtritt gestattet. Die Schalen haben eine vom normalen Lamellibranchientyp stark abweichende Form. Sie sind ganz an das Vorderende des Tieres gerückt und dienen, da sie zu Bohrwerkzeugen umgebildet sind, zur Verfertigung der Wohnröhren in Schiffs-, Bau- oder Treibholz. Wie bei allen Siphoniaten ist auch bei den Tere-

diniden die Ein- und Ausströmungsöffnung in je einen Siphon ausgezogen, der sich am Hinterende des Tieres befindet und unter normalen, ungestörten Verhältnissen aus dem Ende der Wohnröhre herausragt, wobei besonders der Einstömungssiphon eine recht bedeutende Länge aufweist. Bei irgendwelchen äußeren Störungen ziehen die Schiffsbohrwürmer ihre Siphonen ein und verschließen die Öffnung ihrer Wohnröhre mit den Paletten. Es sind dies zwei, am Hinterende der Terediniden an der Basis der Siphonen befindliche Kalkgebilde, die entweder aus mehreren Gliedern bestehen und einer Feder nicht unähnlich sind, oder nur in Gestalt einheitlicher Kalkblättchen, die die Form eines Spachtels oder Ruders besitzen, entwickelt sind.

V. Die Schalen der Terediniden und die angrenzenden Weichteile.

1. Die Morphologie der Teredinidenschale.

A. Terminologische Einführung.

Die Schale, die ja zu einem Bohrwerkzeug umgebildet ist, läßt sich nicht ohne weiteres auf die gewöhnliche Lamellibranchierschale zurückführen, obwohl wir seit SIGERFOOS (1908) wissen, daß eine durchaus normale, zweiklappige Muschelschale den Ausgangspunkt für die Bildung

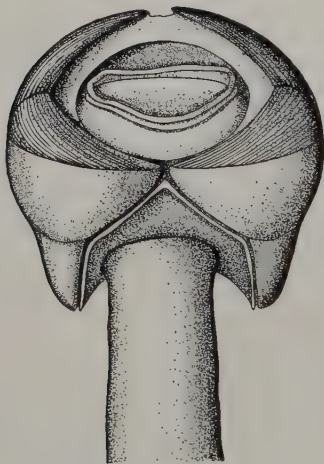


Abb. 11. Vorderende von *Teredo navalis* L.
Ventralseite. Vergr. 4X.

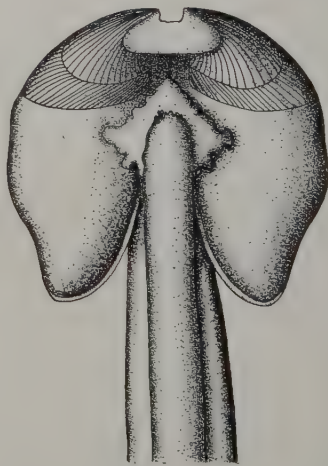


Abb. 2. Vorderende von *Teredo navalis* L.
Dorsalseite. Vergr. 4X.

der Teredinidenschale darstellt. Ihre Form, sowie ihre Lage am Vorderende des Tieres, mag besser aus den beigegeführten Figuren (Abb. 1—5) als aus irgendwelchen langatmigen Beschreibungen erkannt werden.

¹ Sofern nichts Gegenteiliges vermerkt ist, stammen alle Schalen von *T. navalis* von den bei Wilhelmshaven gesammelten Exemplaren, die von *B. capensis* aus der Lüderitzbucht (Südafrika). — Einzelheiten über die Fundorte im Text.

Vorsprünge verschiedener Schalenpartien und Unterschiede in der Feinstruktur der Außenseite ermöglichen es, eine Reihe von Teilen an beiden Seiten zu unterscheiden, die mit besonderen Namen belegt worden sind.

Betrachtet man die Außenseite (Abb. 4), so erkennt man, daß die vier ersten Teile (in Abb. 4 mit *I—IV* bezeichnet) in Gestalt sphärischer Dreiecke entwickelt sind. In der englisch-amerikanischen Literatur findet man allgemein das kleine, vordere, vorspringende Dreieck (*ABC* der Abb. 4) als „anterior“, das aus den Dreiecken *II*, *III* und *IV* gebildete Stück als „median“ und den letzten, mit *V* bezeichneten Abschnitt als

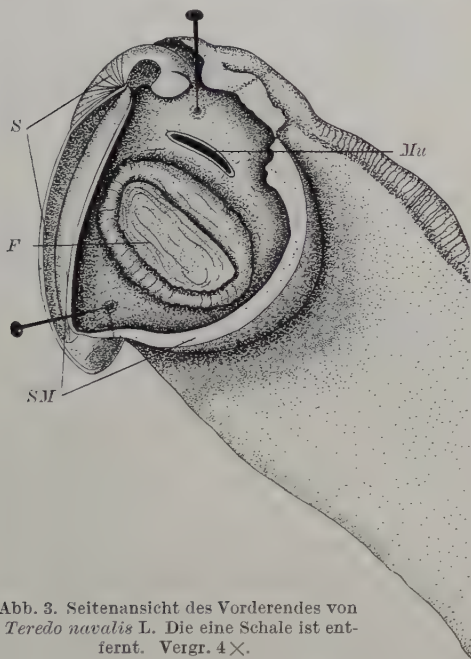


Abb. 3. Seitenansicht des Vorderendes von *Teredo navalis* L. Die eine Schale ist entfernt. Vergr. 4×.

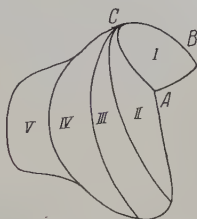


Abb. 4. Außenseite der Schale von *Teredo navalis* L. Vergr. 2×.

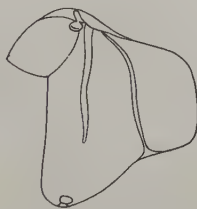


Abb. 5. Innenseite der Schale von *Teredo navalis* L. Vergr. 2×.

„auricle“ oder „posterior part“ angeführt. Der als „median“ bezeichnete Teil wird nochmals untergeteilt in „anterior median area“ (*II* der Abb. 4), „middle median area“ (*III*) und „posterior median area“. CLAPP (1924, S. 282) unterscheidet an der „middle median area“ nochmals zwei Teile: „middle median area, anterior part“ und „middle median area, posterior part“. Diese nochmalige Aufteilung des Dreiecks *III* erscheint mir ebenso unangebracht wie überflüssig. Es existiert nämlich zwischen diesen beiden „Teilen“ des Dreiecks *III* keine wirkliche Trennungslinie wie sie etwa zwischen den Dreiecken *I* und *II* zu beobachten ist, sondern es handelt sich hier um eine rein optische Erscheinung, die durch die eigenartige Oberflächenstruktur dieses Schalenteiles hervorgerufen wird.

LAMY (1926) hat für die einzelnen Schalenteile folgende Bezeichnungen:

- Dreieck I = Aréa antérieure, oreillette ou auricule antérieure.
 Dreieck II = Aréa antéro-moyenne ou pré-médiane.
 Dreieck III = Aréa médiane.
 Dreieck IV = Aréa médio-postérieure ou postmédiane.
 Stück V = Aréa postérieure, oreillette ou auricule postérieure.

Ferner nennt LAMY noch eine „aréa pré-antérieure“ und versteht darunter jene schmale, nach innen gebogene Leiste, die sich an die Seite *AC* der „aréa antérieure“ anschließt. Es ist dies nur allzu richtig, denn wenn man das Ansatzstück des *hinteren* Schalenmuskels (das Aurikel) namentlich hervorhebt, so muß dies wohl oder übel auch mit der Partie der Schale geschehen, die dem *vorderen* Schalenmuskel zum Ansatz dient.

Die LAMYSche Terminologie ist auch insofern der amerikanischen überlegen, als sie die drei, zwischen der „aréa antérieure“ und der „aréa postérieure“ gelegenen, von uns vorläufig mit *II*, *III* und *IV* benannten Stücke *einzel*n bezeichnet und es vermeidet, sie unter einer Oberbezeichnung zusammen zufassen. Wenn man nämlich bedenkt, daß diese drei Schalenteile in der Struktur ihrer Oberfläche erheblich voneinander unterschieden sind, daß ihnen ferner beim Bohren eine jeweils verschiedene Aufgabe zukommt, so ist es sowohl aus morphologischen als auch physiologischen Gründen unangebracht, sie als ein Stück zu betrachten. Bezugnehmend auf die gleich noch ausführlich zu behandelnde Feinstruktur der Oberfläche der einzelnen Teile möchte ich überhaupt andere Benennungen vorschlagen, die die morphologisch-physiologische Bedeutung der einzelnen Schalenteile deutlicher zum Ausdruck bringen als die bisher angewandte, nur auf die Lagebeziehung begründete Terminologie.

Die neuen, deutschen Bezeichnungen lauten:

1. Für Dreieck I = *Feildreieck*.
2. Für Dreieck II = *Zahndreieck*.
3. Für Dreieck III = *Faserdreieck*.
4. Für Dreieck IV = *Streifendreieck*.
5. Für Stück V = *Aurikel*.

Mit diesen Bezeichnungen, die auf Grund der Oberflächenstruktur gewählt wurden, wollen wir zunächst auszukommen versuchen. Es wird sich dann im Laufe der Untersuchungen herausstellen, daß wir zum Teil einiger ergänzender, zum Teil einiger veränderter Benennungen bedürfen.

B. Form und Oberflächenstruktur der einzelnen Schalenteile nebst biologischen Bemerkungen.

a) Das Feildreieck.

Das *Feildreieck* (anterior area, aréa ou oreillette ou auricule antérieure) stellt ein deutlich umrissenes sphärisches Dreieck dar, das dem übrigen Schalenteil nur mit einer Seite aufsitzt und keilförmig nach vorne ragt. Es ist mit einer Reihe von „schneidenden Kanten“ (ridges der amerikanischen Autoren) besetzt, die der Krümmung dieses Schalenteiles folgend, in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen von der festgewachsenen zur dorsalen freien Kante ziehen. Jede der Kanten stellt eine prismatische Leiste dar, die mit einer Fläche dem Schalenteil aufsitzt und ihre freie, durch die beiden übrigen Flächen des Dreikantprismas gebildete Kante nach oben ragen läßt. Die beiden freien Flächen sind mit Querriefeln versehen, die auch über die freie Kante gehen und diese somit in eine perlschnurartige Linie auflösen. Es bedarf keiner großen Überlegung um zu erkennen, daß die

schneidenden Kanten des Dreiecks I wie Dreikantfeilen (Feildreieck!) entwickelt sind und in ihrer Wirkung derjenigen des genannten Werkzeuges gleichkommen. In Abb. 6 sind drei Feilleisten stark vergrößert dargestellt. Abb. 7 gibt eine Vorstellung von der Anordnung der Feilleisten auf der Schale. Dorsalwärts an der festsitzenden Kante divergieren die Feilleisten. Es sei an dieser Stelle gleich darauf hingewiesen, daß diese Abstände, ebenso wie die Zahl und Dicke der Kanten sehr variabel sind.

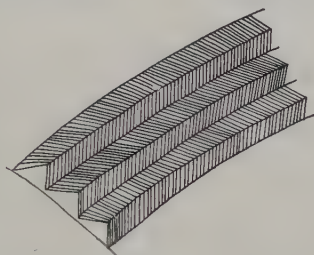


Abb. 6. Feilleisten des Feildreieckes
(*Bankia capensis* CALM.). Vergr. 20×.



Abb. 7.
Anordnung der Feilleisten auf dem Feildreieck (*T. navalis* L.). Vergr. 3×.

dargestellt. Abb. 7 gibt eine Vorstellung von der Anordnung der Feilleisten auf der Schale. Dorsalwärts an der festsitzenden Kante divergieren die Feilleisten. Es sei an dieser Stelle gleich darauf hingewiesen, daß diese Abstände, ebenso wie die Zahl und Dicke der Kanten sehr variabel sind.

An der Innenseite des Feildreieckes befinden sich besonders ausgebildete Partien. Obwohl sie teilweise benachbarten Schalenteilen angehören mögen, seien sie im Anschluß an das Dreieck I besprochen.

Betrachtet man das Feildreieck von der Innenseite und fährt man an der dorsalen freien Kante von der Spitze aus entlang, so bemerkt man bald, daß sich die Kante verdickt und einen Wulst bildet. Hinter dem Wulst findet sich eine Einsenkung: die Ansatzstelle des vorderen Schalenmuskels. Es wurde oben, bei der Besprechung der LAMYSchen Terminologie bereits darauf hingewiesen, wie wichtig und vor allem logisch notwendig es ist, auch diese Ansatzstelle mit einem besonderen Namen zu belegen, zumal sie für die Systematik wichtiger zu sein scheint als die Ansatzstelle des hinteren Schalenmuskels, das Aurikel. Da auch jene vordere Muskelansatzstelle ohrmuschelförmig gebildet ist und die Analogie zum

Aurikel überhaupt auffällig in Erscheinung tritt, so möchte ich für diese Stelle ebenfalls die Bezeichnung Aurikel vorschlagen. Nur müssen dann die beiden Aurikel je ein weiteres Prädikat zur Unterscheidung bekommen, was wohl am besten dadurch geschieht, daß man die stets stark



Abb. 8. Dorsales Tuberkel und Tuberkularfortsatz der linken Schale von *T. navalis* L.
Vergr. $2\frac{1}{2}\times$.

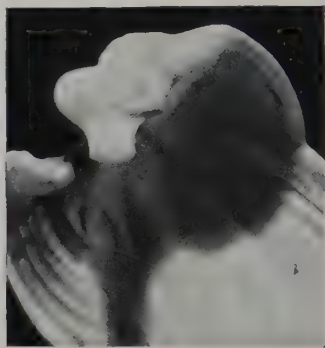


Abb. 9. Dorsales Tuberkel und Tuberkularfortsatz der linken Schale von *B. capensis* CALM.
Vergr. $4\times$.

unterschiedliche Größe dazu heranzieht. Die Ansatzstelle des vorderen Schalenmuskels würde dann *Mikroaurikel*, die des hinteren Schalen-schließers, also das eigentliche Aurikel, *Makroaurikel* zu nennen sein.

Durch diese Benennung läßt sich auch der um das Mikroaurikel herumziehende Wulst ohne weiteres in die Terminologie mit einschließen: es ist die mikroaurikulare Zone (Abb. 8—10).

Der kaudale Rand des Mikroaurikels geht über in den Dorsalknopf oder das dorsale Tuberkel. Es ist dies, wie der Name sagt, ein mit glatter

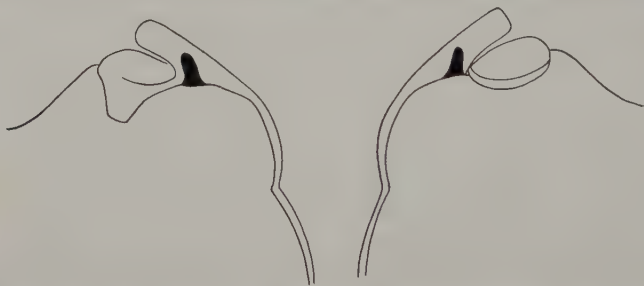


Abb. 10. Zwei benachbarte Schalen von *T. navalis* L. Tuberkularfortsatz links, Tuberkularrinne rechts. Vergr. $5\times$.

Oberfläche versehenes knopfförmiges Gebilde, dem ein ähnliches an der ventralen Innenseite der Schale entspricht (Ventranknopf, ventrales Tuberkel). Diese beiden Tuberkel bilden die Endpunkte einer Achse, um die die Schalen beim Bohren ihre Drehbewegungen ausführen (Abb. 5 und zum Teil 8—10).

Bei genauerem Zusehen gewahrt man an den dorsalen Tuberkeln noch besondere Differenzierungen, die in der Literatur zum Teil wohl abgebildet sind, aber bis jetzt noch von keinem Autor erwähnt oder gar auf ihre systematische Verwertbarkeit und auf ihre Funktion hin untersucht wurden. Es zeigt sich nämlich, daß die dorsalen Tuberkel der rechten und linken Schale sowohl bei *Bankia capensis* als auch bei *Teredo navalis* verschieden gebaut sind. Das dorsale Tuberkel der linken Schale beider Spezies trägt einen kleinen Fortsatz, den ich als Tuberkularfortsatz bezeichnen möchte. Er ist nur wenige Millimeter lang und schräg nach der Mitte des Tieres zu, also von der inneren Schalen Seite weg gebogen (Abb. 8—10). Dem Dorsalknopf der rechten Schale fehlt dieser Fortsatz, dafür trägt er an seiner Ventralseite eine Rinne, die subtuberkuläre Rinne (Abb. 10). Man könnte zunächst vermuten, daß Tuberkelfortsatz und Tuberkelrinne Rudimente des ehemaligen Schlosses seien. Die Tereidiniden stammen zweifellos von Lamellibranchiern mit normalen Schalen ab und SIGERFOOS (1908) stellt die larvalen Schalen einer *Bankia*-Art dar, die sich in nichts von gewöhnlichen Muschelschalen unterscheiden. Auch geht aus seiner Abbildung und der dazugehörigen Beschreibung hervor, daß die linke Schale zwei, die rechte Schale drei Schloßzähne besitzt. SIGERFOOS hat dann die Entwicklung der Tereidinidenschale, d. h. die Umbildung der larvalen zur endgültigen bohrfähigen Schale in kurzen Umrissen geschildert, doch ist er bezüglich der larvalen Schloßzähne der Ansicht, daß sie im Verlaufe der Entwicklung verschwinden: „During these changes the hinge teeth present in the larval shell have disappeared probably by absorption.“

Weiterhin könnte man auf die Vermutung kommen, daß der kleine unterhalb des Schlosses einer jeden larvalen Schale das Oriment des späteren linken Tuberkelfortsatzes sei (Abb. 11). SIGERFOOS jedoch sieht diese beiden Fortsätze als Ausgangs-

punkte der späteren Apophysen an, eine Ansicht, die zumindest im Hinblick auf die Abbildung eine große Wahrscheinlichkeit besitzt.

So bleibt vorläufig wohl nichts weiter übrig, als die beiden Tuberkeldifferenzierungen als spätere Neubildungen zu betrachten, und es wäre schließlich nur noch die Frage zu beantworten, welche Bedeutung diesen beiden Gebilden zukommt.

Fügt man die Schalen eines Tieres in der Weise zusammen wie sie von dem Bohrwurm im Leben getragen werden, so stellt sich heraus, daß der Fortsatz des linken Tuberkels bei der Drehung der beiden Schalen in der Rinne des rechten Tuberkels läuft. Ich glaube man geht nicht fehl, wenn man in den Gebilden eine *Führungseinrichtung* erblickt, die mit dazu bei-

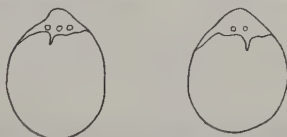


Abb. 11. Larvale Schalen von *Bankia* sp. Nach SIGERFOOS unverändert, jedoch in anderer Technik umgezeichnet.

Vergr. etwa 15×.

trägt, die *Richtungskonstanz* der Schalenbewegung beim Bohren aufrecht zu erhalten. Insbesondere wird durch diese Einrichtung vermieden, daß die Endpunkte der imaginären Drehungsachse, also die eigentlichen Drehpunkte (das sind die Tuberkel) gegeneinander verschoben werden. Die Tuberkel allein geben keine Garantie dafür, daß bei der Drehbewegung die Schalen sich gegen die Drehungsachse verschieben, was ein teilweises Ausweichen und letzten Endes eine Verminderung der Bohrfähigkeit zur Folge hätte. Die auf so einfache und minutiöse Weise erreichte Führung genügt jedoch, um die Schalen exakt in der Horizontalen gleiten zu lassen und eine ungleichmäßige dorsal-ventrale Verlagerung zu verhindern.

Es ist hier der Ort, um ein wenig auf die Mechanik des Bohrens überhaupt einzugehen.

Über die Herstellung der Bohrgänge sind schon die verschiedensten Theorien ausgesprochen worden, die LAMY (1926) übersichtlich zusammengestellt hat. Bald machte man die Schale, bald den Fuß sowie die vorderen Mantelpartien dafür verantwortlich; ja, gelegentlich wurde sogar die Ansicht geäußert, daß gewisse, vom Vorderende des Tieres abgeschiedene Flüssigkeiten eine Auflösung des Holzes bewirken sollten. Wenn man auch späterhin auf Grund der morphologischen Befunde einzig und allein die Schalen als Bohrwerkzeug ansprach, so war man sich doch über die Art der Bohrbewegung nicht klar, bis MILLER (1924) durch eine besonders geschickte Versuchsanordnung in die Lage versetzt wurde, die lebenden Tiere beim Bohren zu beobachten.

Nach MILLER erfolgt die Bohrbewegung hauptsächlich in der Weise, daß das Vorderende des Tieres sich um seine Längsachse dreht, wobei die beiden Schalenhälften *gegeneinander* unbeweglich bleiben. Gelegentlich, so besonders bei der Herstellung eines Seitenganges, erfolgen ruckweise Bewegungen der beiden Schalenklappen. Bei dieser Art der Bohrbewegung würden dann die eben besprochenen Tuberkulardifferenzierungen in Funktion treten. Sie dürften jedoch auch bei der erstgenannten Bohrbewegung eine Rolle spielen.

Bekanntlich sind beide Schalenmuskeln Adduktoren, die bei der *Teredo*-Schale jedoch abwechselnd in Funktion treten können, woraus eine rhythmische Bewegung der beiden Schalenhälften gegeneinander resultiert. Bei einer Bewegung um die Längsachse des Tieres müssen sich jedoch beide Muskeln gleichzeitig in kontrahiertem Zustand befinden, damit sich die Schalenhälften nicht verschieben und einen einheitlichen, in sich unverrückbaren Fräßkopf darstellen. Nun ist aber der hintere Schalenschließer ungleich stärker ausgebildet als der vordere und besitzt einen Querschnitt, der den des vorderen um das Mehrfache übertrifft. Der vordere Schalenmuskel kann dem kontrahierten hinteren Schalenschließer zweifellos keine entsprechende Zugkraft entgegensetzen, so daß

die Schalen vorne weit klaffen und sich hinten tief in die Weichteile einschneiden würden, wenn der Tuberkularfortsatz nicht am Ende der Tuberkularrinne festgehalten würde. Ähnlich verhält es sich bei der Kontraktion der vorderen Schalenschließer bei gleichzeitiger Erschlaffung des hinteren. Hier würden die Spitzen der Feildreiecke aneinanderstoßen und sich gegenseitig beschädigen, wenn der Tuberkelfortsatz nicht am Ende der Tuberkularrinne gebremst würde.

Übrigens halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß der ruckweisen Bewegung der beiden Schalenhälften beim Bohren eine größere Bedeutung zukommt als MILLER vermutet. Der Gesamtbau der Schalen, die durch ihre glatten Tuberkel für eine Drehung um eine dorso-ventrale Achse geradezu prädestiniert erscheinen, machen dies sehr wahrscheinlich. Auch muß man berücksichtigen, daß es bei den MILLERSchen Versuchen technisch unmöglich war, sämtliche natürlichen Bedingungen zu schaffen, so daß die Resultate nicht ohne jede Einschränkung auf die Wirklichkeit übertragen werden dürfen. Auf jeden Fall steht die Bedeutung der Tuberkulardifferenzierungen für jede der beiden Bohrbebewegungen fest.

Wie bereits erwähnt, ist den in der Literatur vorhandenen Abbildungen nach zu schließen, daß alle Terediniden jene Tuberkeldifferenzierung besitzen. Ferner scheint aus den Abbildungen hervorzugehen, daß die Verteilung der betreffenden Gebilde, nämlich Tuberkularfortsatz links, Tuberkelrinne rechts, keine für die beiden untersuchten Arten charakteristische ist. Eine Ausnahme macht Abb. 19 bei SIGERFOOS (1908), die einen Tuberkularfortsatz (oder ist es nur ein unter dem Tuberkel gelegener Fortsatz des dorsalen, nach innen umgebogenen Schalenrandes?) am Tuberkel der *rechten* Schale aufweist. Berücksichtigt man jedoch, daß SIGERFOOS' Abbildung nicht die Reproduktion einer Photographie, sondern einer Zeichnung darstellt, zieht man ferner in Betracht, daß SIGERFOOS jene Einrichtung der *Teredo*-Schale überhaupt übersah, wie aus seiner Abb. 18 unzweideutig hervorgeht, so entbehrt die Annahme einer individuellen oder gar artspezifischen Inversion der beiden Gebilde vorläufig jeder exakten Grundlage.

Hinter dem Dorsalknopf, tief in der Schalenhöhlung drin, entspringt die *Apophyse* (blade der amerikanischen Autoren), eine dünne Kalklamelle, die den Muskeln des Fußes teilweise zur Ansatzstelle dient. In dem von zwei benachbarten Apophysen gebildeten Hohlraum liegt das vordere Darmende, das auf diese Weise eine Stütze erfährt.

b) Das Zahndreieck (Abb. 12).

Das Zahndreieck (anterior median area, aréa antéro-moyenne ou pré-médiane) bildet gewissermaßen die erste Zone des eigentlichen zusammenhängenden Schalenteiles. Die schneidenden Kanten dieses Drei-

eckes verlaufen dorso-ventral, stehen also auf denjenigen des Feildreiecks mehr oder weniger exakt senkrecht. Bei schwacher Vergrößerung

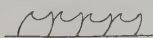


Abb. 12. Zähnnchen des
Zahndreieckes von *T. na-*
valis L.

erscheinen die schneidenden Kanten als Perlschnüre. Bei Verwendung stärkerer Optik entpuppen sich die „Perlen“ jedoch als Zähnnchen, von denen jedes zwei Spitzen besitzt (Zahndreieck!). Die Zähnnchenleisten stimmen in ihrer Zahl mit den Leisten des Feildreieckes überein.

c) *Das Faserdreieck* (middle median area, aréa médiane).

Die meist recht eng stehenden und fein skulpturierten Zuwachsstreifen (Abb. 26) erscheinen mit bloßem Auge betrachtet in Gestalt von Fasern (Faserdreieck!). Sie bilden einen ventralwärts ausladenden, sehr engen, oft fast spitzen Bogen, wodurch der Eindruck erweckt wird, als sei das gesamte Dreieck nochmals durch eine feine, dorso-ventrale Mittellinie geteilt. Dieser Umstand ist es, der CLAPP (1924) veranlaßte, bezüglich des Faserdreieckes eine detailliertere Bezeichnungsweise anzuwenden. Aber schon bei genauerer Betrachtung der Oberfläche, vor allem aber bei einer mikroskopischen Betrachtung eines Querschliffes durch diesen Schalenteil erkennt man ohne weiteres, daß eine wirkliche Trennungslinie nicht existiert.

Wenn Feil- und Zahndreieck dazu dienen, Holzteilchen abzuschaben, so ist es die Aufgabe des Faserdreieckes, die durch das Ab raspeln entstandene raue Oberfläche zu glätten.

d) *Das Streifendreieck* (posterior median area; aréa médio-postérieure ou post-médiane).

Hier sind die Zuwachsstreifen bei weitem nicht mehr so deutlich skulpturiert wie auf dem vorhergehenden Schalenteil; sie repräsentieren sich nur als Streifen. Auch Längsstreifen sind strichweise zu beobachten.

Das Streifendreieck spielt beim Bohren keine Rolle.

e) *Das Aurikel*.

Das Aurikel, dessen Innenseite dem hinteren Schalenschließer zum Ansatz dient, stellt den letzten Abschnitt der *Teredo*-Schale dar. Seine Ränder sind nach außen umgebogen, so daß sie bei der Kontraktion des Schalenschließmuskels die Weichteile nicht verletzen.

Da, wo das Aurikel auf der Innenseite in das Streifendreieck übergeht, ist eine Kalkfalte, das *Septum* ausgebildet, das jedoch unter Umständen fehlen kann (z. B. bei *Teredo megotara* HANLEY). In diesem Falle wird die Trennung der beiden Schalenteile nur durch einen schmalen, linienhaft erscheinenden Streifen bewirkt, dessen Oberflächenstruktur von der, beiderseits an ihn angrenzenden Schalenteile abweicht und der auch mit bloßem Auge ohne weiteres zu erkennen ist.

2. Der Feinbau der Schale.

Auch die Teredinidenschale weist die für alle Lamellibranchier charakteristischen drei Schichten auf:

- Periostrakum,
- Prismenschicht,
- Perlmutterschicht.

Bei den mit Feil- und Zahnleisten versehenen Teilen der Schale tritt jedoch eine vom normalen Typus abweichende Lagerung der Schichten auf. Auf Abb. 13 ist

ein Teil eines Querschliffes durch das Feildreieck zur Darstellung gebracht. Die Feilleisten selbst bestehen ganz aus dem Perio-

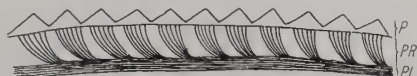


Abb. 13. Querschliff durch das Feildreieck von *T. navalis* L. Vergr. 20×.

strakum, das sich zwischen zwei Leisten ungemein verdünnt. Die darauf folgende Prismenschicht ist sehr dick, aber sie stellt nicht wie bei den übrigen Lamellibranchiern eine zusammenhängende Schicht dar, sondern sie wird von Lamellen durchzogen, die aus der darunterliegenden Perlmutterschicht kommen und in flachem Bogen, die Prismenschicht durchdringend, bis zur Basis einer jeden Feilleiste ziehen. Das Zahndreieck weist genau denselben Bau auf; nur sind hier Prismen- und Perlmutterschicht etwas dünner. Die abweichende Anordnung der Schichtsysteme stellt wohl nichts weiter dar als eine Verstärkung, die bei der großen Inanspruchnahme des Feil- und Zahndreieckes auch unbedingt notwendig ist. In der Tat lassen sich die genannten Schalenteile ganz im Gegensatz zu den übrigen nur schwer zerbrechen. So erklärt sich auch, warum das Feildreieck trotz seiner hervorstehenden Lage fast immer unverletzt ist, während das Aurikel häufig Verletzungen aufweist. Es erklärt sich ferner, warum die Dicke der Perlmutterschicht des Feil- und Zahndreieckes hinter der der Perlmutterschicht der übrigen Schalenteile zurückbleibt. Während nämlich beim frühesten Wachstum der Schale an den Teilen III—V bereits regelrechte Perlmutterschichten abgelagert werden, wird die entsprechende Kalkmenge beim Wachstum des Feil- und Zahndreieckes zunächst zur Konstruktion der Stützlammellen verwandt. Hieraus resultiert ein Manko an der Dicke der Perlmutterschicht der schneidenden Dreiecke, das zeitlebens erhalten bleibt. Daß jedoch die Dicke der Perlmutterschicht nur wenig zur Festigkeit der Schale beiträgt, vor allem aber mit der durch Stützlammellen erzeugten Festigkeit nicht konkurrieren kann, beweist das leicht zerbrechliche Aurikel, dessen Perlmutterschicht eine oft bedeutende Dicke aufweist.

Das Zahndreieck ist von dem Feildreieck durch eine feine Linie getrennt. Auf dem Querschliff erkennt man, daß es sich *nicht* um einen trennenden Spalt handelt, sondern nur um einen Kalkstreifen, der sich in seiner Struktur von den rechts und links liegenden Schichtpartien unter-

scheidet. Dies rührt wohl daher, daß die beiden Schalenteile von verschiedenen Mantelpartien abgeschieden werden und im Augenblicke ihrer Entstehung zusammenschmelzen. Durch diese Verschmelzung wird offenbar eine festere Verbindung erzeugt, als wenn beide Teile aus einem Guß bestünden. So gelingt es z.B. nicht, das Feildreieck längs dieser Linie abzubringen. Entweder bricht es vorher, oder es bricht noch ein dahinterliegender Schalenteil mit.

Der Übergang des Zahndreieckes in das Faserdreieck ist dadurch gekennzeichnet, daß das die Zahnleisten bildende Periostrakum sich stark verdünnt und kaudalwärts umbiegend die bereits erwähnten Fasern bildet. Prismen- und Perlmutter-schicht finden sich in normaler Lagerung, ebenso wie bei dem Streifendreieck, das auf dem Schliff fast unmerklich in das Faserdreieck übergeht. Hier zeigt das Periostrakum wieder seine normale Ausbildung: es liegt in Gestalt einer dünnen Lamelle der Prismenschicht auf.

Das gleiche ist beim Aurikel der Fall, das sich, wie erwähnt, durch die große Dicke seiner Perlmutter-schicht von den übrigen Schalenteilen unterscheidet.

Besondere Betrachtung verdient der Aufbau des Septums, das auf der Innenseite der Schale zwischen Streifendreieck und Aurikel ausgebildet



Abb. 14. Querschliff durch die Schale von *T. navalis* in der Region des Septums. Vergr. 20 X.

ist. Abb. 14 zeigt einen Querschliff durch diese Region. Die Prismenschicht erweist sich als nur mäßig verdickt, während die eigentliche Falte von der Perlmutter-schicht gebildet wird, die dann die Innenseite des Makroaurikels überzieht. So wird auch die starke Perlmutter-schicht am Makroaurikel verständlich.

Die Apophyse (Abb. 15) besteht nur aus Prismen- und Perlmutter-schicht. Die Prismenschicht bildet eine Achse, um die sich die Perlmutter-schicht wie ein Mantel legt. Das Periostrakum fehlt. Den gleichen Bau weisen die beiden Tuberkel sowie der Tuberkularfortsatz auf. Auch hier haben wir einen von der Prismenschicht gebildeten Kern, der von der Perlmutter-schicht umkleidet wird. Als Differenzierungen der Schaleninnenseite fehlt auch diesen Gebilden das Periostrakum.

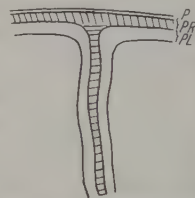


Abb. 15. Längsschliff durch die Apophyse von *T. navalis*. Vergr. 20 X.

3. Anatomie und Histologie des vorderen Mantelabschnittes nebst biologischen Bemerkungen.

Der Mantel, der den Körper des Schiffsbohrwurmes allseitig und eng umschließt, öffnet sich am Vorderende und schmiegt sich in Gestalt einer dünnen Lamelle der Innenseite aller Schalenteile dicht an. Auf der Dor-

salseite tritt er zwischen den beiden Schalenhälften heraus und legt sich in Gestalt eines kleinen, runzligen, unregelmäßig geformten Läppchens, des sogenannten Kopflappens, lose über einen kleinen Teil der Schalen (Abb. 2). Vorne, zwischen den Spitzen der beiden Frähdreiecke wird er nochmals sichtbar. Hier umhüllt er den vorderen Schalenschließer, weshalb er an dieser Stelle als Schließmuskellappen bezeichnet werden mag. Am kaudalen Teil der Schalen tritt er mit einem kleinen Wulst über die Aurikelränder vor; zwischen den Innenkanten des

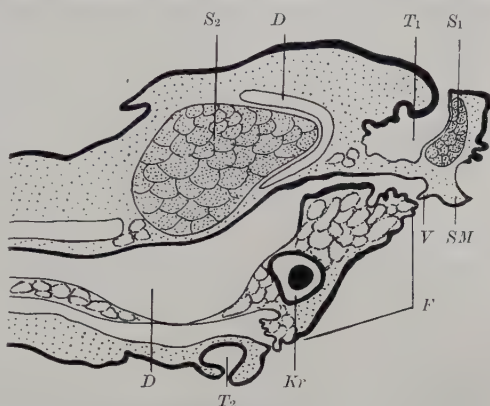


Abb. 16. Längsschnitt durch das Vorderende von *T. navalis* L. Vergr. 10×.

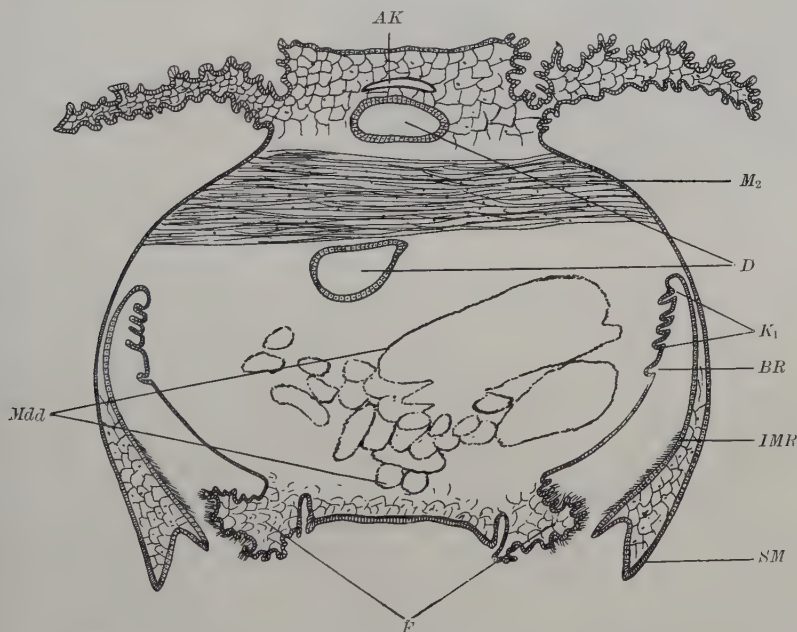


Abb. 17. Schnitt durch das Vorderende von *T. navalis* L. Über die Richtung des Schnittes siehe Text S. 29. Vergr. 15×.

Feil- und Zahndreieckes spannt er sich in Form eines dünnen Segels (Velum) aus (Abb. 1). In die von ihm freigelassene Öffnung ragt der Fuß hinein.

Weiteren Aufschluß über anatomische und histologische Einzelheiten sowie über die Funktion der verschiedenen Partien geben die Abb. 16 u. 17.

Abb. 16 stellt einen Längsschnitt dar, während der Schnitt, den Abb. 17 repräsentiert, durch eine Ebene geführt ist, die zwischen der senkrecht zur Längsachse des Tieres stehenden und der Sagittalebene verläuft.

Über den schalenabscheidenden Teil des Mantels sowie über die Abscheidung der Schalen selbst ist kaum etwas mitzuteilen, was nicht für alle übrigen, mit skulpturierter Schale versehenen Mollusken charakteristisch wäre. Der vordere Mantelrand, sowohl auf Abb. 16 als auch auf Abb. 17 zu sehen, zeigt sich im Schnitt als ein zweizipfliges Gebilde. Der innere, nach der Mitte des Tieres zu gelegene Zipfel, entspricht dem Velum, während der äußere den schalenabscheidenden Teil darstellt. Die Zellen des Velums sind klein, pflasterförmig, oft breiter als hoch, die des sezernierenden Teiles lang, zylinderförmig. Es ist klar, daß der vorderste Mantelrand nur das Periostrakum abscheidet, während die dahinter liegenden Partien die Prismen- und Perlmutter-schicht erzeugen.

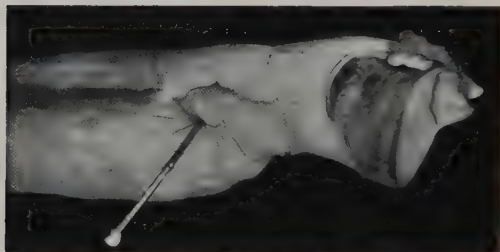


Abb. 18. Vorderende von *Bankia capensis* CALM. entschalt. Vergr. $1\frac{1}{2} \times$.

Da die Feil- und Zahnleisten im wesentlichen vom Periostrakum gebildet werden, so muß auch der vorderste Mantelrand die Form der Feilen und Zähne wiederholen. Das Wachstum des Mantels erfolgt offenbar so, daß sich an die vorderste Mantelkante eine neue „anlegt“, ohne daß der alte

Rand, also die jetzt hinter dem eigentlichen Mantelrand liegende Partie ihre Struktur verändert. Wenn man nämlich an einem Schiffsbohrwurm die Schalen entfernt, so zeigt der die Schaleninnenseite auskleidende Teil dieselbe Struktur wie die Oberfläche der Schale. Vor allem sind die schneidenden Kanten in der gleichen Zahl und Anordnung auf der Manteloberfläche zu erkennen wie auf der Schalenaußenseite (Abb. 18).

Besondere Beachtung verdient die Stelle zwischen Feil- und Zahndreieck. Ein Querschnitt durch diese Mantelregion zeigt (Abb. 19), daß die Zellen der den Übergang zwischen den beiden Mantelteilen repräsentierenden Partie ganz klein sind im Gegen-



Abb. 19. Querschnitt durch die zwischen Feil- und Zahndreieck liegende Mantelregion. Vergr. $30 \times$.

satz zu den hohen pallisadenförmigen Zellen der benachbarten Mantelabschnitte. In dem vorhergehenden Kapitel wurde erwähnt, daß die Übergangsstelle zwischen Feil- und Zahndreieck aus einem ungeschichteten Kalkstreifen besteht und es ist möglich, daß die kleinen Zellen jene Kalkmasse abscheiden. Es kann jedoch auch so sein, daß die kleinen Zellen überhaupt nichts abscheiden und der verbindende Kalkstreifen durch Vermischung der Par-

tikelchen der benachbarten Teile im Augenblicke ihres Entstehens gebildet wird.

MILLER (1924) hat gelegentlich seiner Untersuchungen über den Bohrvorgang auf eine Reihe anatomisch-histologischer Differenzierungen am Vorderende von *Teredo navalis* hingewiesen, ohne auf deren funktionelle und biologische Bedeutung einzugehen.

Wir wissen seit MILLER (l. c.), daß der Kopflappen und der Fuß beim Bohren insofern eine Rolle spielen, als sie durch Anschwellung stark vergrößert und an die Wandung der Höhle gepreßt werden, wodurch ein, für eine erfolgreiche Raspeltätigkeit der Schale notwendiges Widerlager geschaffen wird. Während jedoch die Bedeutung des Kopflappens nur in der Erfüllung jener Aufgabe liegt, so hat der Fuß daneben noch eine andere Funktion.

Abgesehen davon, daß der Fuß in seinem Inneren den Kristallstiel mit dem Kristallstiel und einen Teil der Mitteldarmdrüse beherbergt, weisen zwei verschieden differenzierte Epithelien zum mindesten auf zwei verschiedene Funktionen hin. Das die *Fußscheibe* bedeckende Epithel besteht aus langen zylinderförmigen Zellen, die denen des schalenabscheidenden Teiles der vorderen Mantelzone sehr ähnlich sind. Die Zellen des vielfach gefältelten *Fußrandes* dagegen sind klein, pflasterförmig und mit Wimpern besetzt. Ferner finden sich in dem maschigen schwellbaren Grundgewebe des Randes Drüsenzellen, die an der Fußscheibe fehlen.

Bekanntlich vermögen die Terediniden auch das Ende ihrer Wohnröhre mit Kalk auszukleiden; ja, falls sie im Verlauf ihrer Bohrtätigkeit ins Freie gelangen und eine sekundäre Öffnung schaffen, so daß sie sich in einem an beiden Seiten offenen Kanal befinden, so verschließen sie diese neue Öffnung rasch mit einer halbkugeligen Kalkkappe. Da es so gut wie ausgeschlossen ist, daß die hinter den Schalen liegenden Mantelpartien für den Verschluß der vorderen Öffnung in Betracht kommen, so bleibt schließlich nichts anderes übrig, als den Fuß hierfür verantwortlich zu machen. Die Beweglichkeit dieses Gebildes, die durch die Bewegungen des Vorderendes noch verstärkt und unterstützt wird, scheint hierfür zu sprechen, noch mehr aber die Struktur des Epithels der Fußscheibe. Die Randpartien des Fußes kommen ihres epithelialen Baues, der sich ja vor allem durch seinen Cilienbesatz auszeichnet, hierfür nicht in Frage.

Wenn man sich die topographische Lage des Fußes vergegenwärtigt, ist es nicht allzu schwer, sich auch über die funktionelle Bedeutung des Randes ein Bild zu machen.

Die Randzone des Fußes bildet mit dem inneren Rand der die Schalen auskleidenden Mantelpartie die Wandung eines Hohlraumes, in dem dorsal von Fuß die Mundöffnung, distal, zu beiden Seiten des Fußes die Öff-

nungen der vorderen Kiemen gelegen sind. Es erhebt sich zunächst die für unser Problem wichtige Frage, wie die Nahrung in den Mund gelangt, und dann ist es mit erforderlichlich zu wissen, welcher Nahrungsstoffe der Schiffsbohrwurm bedarf.

Auf Querschnitten durch die verschiedensten Teile des Körpers erkennt man, daß die Darm- und Magenlumina sowohl mit feinsten Holzspähnen als auch mit Diatomeenschalen und Entomostrakenpanzern angefüllt sind. Wenn es auch heute über allen Zweifel erhaben ist, daß die Schiffsbohrwürmer in der Lage sind die Cellulose aufzuschließen und der

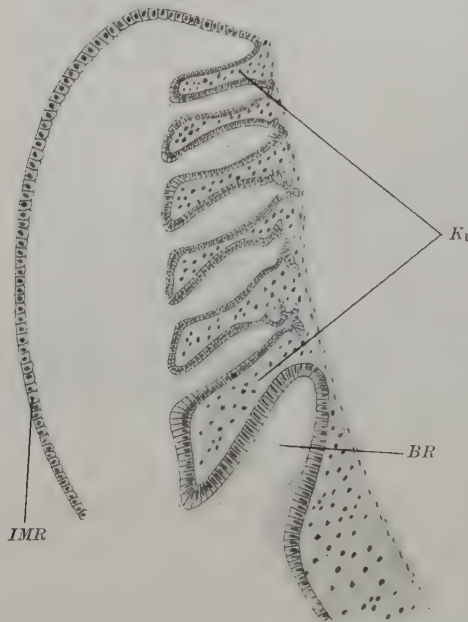


Abb. 20. Querschnitt durch die vorderen Kiemen und das Vorderende der Hypobranchialrinne. Vergr. 50 $\times$.

Ernährung dienstbar zu machen, so beweisen diese Funde doch, daß auch die Planktonnahrung eine große Rolle spielt. Das Plankton gelangt durch den Einströmungssipho mit dem Atemwasser ins Innere des Tieres und konzentriert sich in zwei, an der Ventralseite der hinteren Kiemen verlaufenden Rinnen, den Hypobranchialrinnen, die es in Gestalt einer kompakten Masse durch Wimpernschlag nach den vorderen Körperregionen transportieren. Die Hypobranchialrinnen ziehen sich zwischen Mantel und Eingeweidesack weiter durch den Körper hin, um schließlich ventral von den vorderen Kiemen an die Seiten des Mundes zu gelangen (Abb. 16, 17 und 20).

Es ist nicht gut anzunehmen, daß auch das abgeraspelte Holz auf diesem Wege in den Darmtraktus gelangt. Wohl findet man an der Wohnröhrenöffnung einen Kranz ausgestoßener verfilzter Holzteilchen, und obgleich der Einströmungssipho diese Partikelchen zum Teil aufnehmen kann, so ist doch die Masse der in den Magen- und Darmlumina vorhandenen Holzteilchen zu groß, um die Annahme zu rechtfertigen, daß alles Holz durch die Hypobranchialrinnen in den Verdauungstraktus gelangt sein soll. Hier tritt nun die Bedeutung des vorderen, von Fußaußenseite und Mantelinnenseite gebildeten Hohlraumes zutage. Es zeigt sich nämlich, daß nicht nur die Außenseite des Fußes, sondern auch die Innenseite der die vorderen Schalenteile auskleidenden Mantel-

partien mit Cilien besetzt sind, und die Annahme liegt nicht fern, daß die von den Schalen abgeraspelten und in den Hohlraum gelangten Holzpartikelchen durch den Wimperschlag nach dem Munde hin getrieben werden und schließlich in den Darmtraktus gelangen.

Ferner bewirkt der Wimperschlag eine raschere Zirkulation des Wassers, wodurch die vorderen Kiemen ständig mit Sauerstoff versehen werden. Die vorderen Kiemen dienen zur Unterstützung der hinteren Hauptkiemen, und sind sicherlich nur deshalb entstanden, weil das beim Bohren überaus stark beanspruchte Vorderende besonders gut ernährt werden muß.

Sonst ist über die Struktur des Teredinidenvorderendes nicht viel Neues zu sagen. Die Schalenmuskeln sind in ihrer Ausbildung und Funktion zu gut bekannt, um an dieser Stelle nochmals besonders erwähnt zu werden. Alle weiteren unwesentlichen Einzelheiten dürften allein aus den Abbildungen ohne jeden Kommentar unschwer herauszulesen sein.

4. Variabilität und Wachstum der Schale in ihrer Bedeutung für die Systematik.

A. Die verschiedenen seitherigen Ansichten über die systematische Wertigkeit der Teredinidenschale.

Wenn man die Schale eines Schiffsbohrwurmes betrachtet, so erscheint sie besser als jede andere Molluskenschale zu systematischen Zwecken geeignet. Die leicht zu zählenden schneidenden Kanten, die Struktur und Gestalt der verschiedenen, deutlich voneinander abgesetzten Teile, die Winkel, unter denen die Kanten verschiedener Stücke aneinanderstoßen, dies alles dürfte einer systematischen Auswertung willkommene Anhaltspunkte bieten. In der Tat hat man bei der Aufstellung des Systems der Terediniden sowie bei der Beschreibung neuer Arten neben den Paletten das Hauptaugenmerk auf die Schalen gerichtet. Hat man doch sogar, wie das in der Malakozoologie ja schon seit alters her üblich ist, allein auf Grund von Schalenfunden neue Arten aufgestellt, ohne die übrigen Hartteile (Paletten und Kalkröhren) und die Weichkörper der Tiere zu kennen. Letztere sind bei den Terediniden überhaupt weitgehend vernachlässigt worden, so daß man heute (mit Ausnahme der SIGERFOOSSchen Arbeit 1908) noch keine zusammenhängende anatomisch-histologische Darstellung vorfindet, von einer vergleichend anatomischen Betrachtung der Weichteile gar nicht zu reden.

Die Vernachlässigung der Weichteile und die fast ausschließliche Benutzung der Schalen zu Zwecken der Systematik hat jedoch zu schweren Irrtümern geführt, die durch eine allzu einseitige und übertriebene Schalensystematik einerseits (BARTSCH), sowie Untersuchungen über die Variabilität der Schale andererseits (MILLER) ans Tageslicht kamen. Wenn ein so gründlicher Kenner der Terediniden, wie LAMY (1926) sagt: „La discrimination des différentes espèces des Tarets est particulière-

ment difficile et reste même souvent problématique“, so gibt dies immerhin zu denken. Und so haben sich in den letzten Jahren die Stimmen gemehrt, die vor einem allzu einseitigen Gebrauch der Schalen warnen, aber es liegt bislang noch keine Untersuchung vor, die zeigt, inwieweit die Schale systematisch verwertbar ist und ob sie es überhaupt ist.

B. Entscheidende Untersuchungen über die Verwendungsmöglichkeit der Teredinidenschale zu Zwecken der Systematik und Determination.

Um eine solche Frage einer vorläufigen Entscheidung entgegenzuführen, ist es notwendig, daß man die Schalen zweier Arten oder gar zweier, verschiedenen *Gattungen* angehörigen Arten miteinander bis auf alle Einzelheiten vergleicht. Unbedingte Voraussetzung ist es jedoch, daß die beiden Arten sich anderweitig sicher und unzweideutig unterscheiden lassen. Es müssen ferner alle Teile der Schale im Verhältnis zu den übrigen Schalenteilen untersucht und vor allen Dingen *zahlenmäßige* Beziehungen herausgefunden werden, die einen exakten und unwiderleglichen Vergleich garantieren.

Sowohl der Materialfrage als auch einer anderweitigen einwandfreien Unterscheidung wegen wurde je ein Vertreter der Gattung *Bankia* mit einem der Gattung *Teredo* verglichen und zwar handelte es sich um die beiden schon mehrfach erwähnten Arten: *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ und *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN. Die beiden Spezies unterscheiden sich in der Form ihrer Paletten ohne weiteres. Als besonders wichtiger Umstand kommt hinzu, daß beide Serien jeweils von einem einzigen Fundort stammen: *T. navalis* aus dem Fluthafen von Wilhelmshaven und *B. capensis* aus dem südlichen Teil des Robertshafens der Lüderitzbucht (Südafrika).

Wie erwähnt, sind es vor allem die leicht zahlenmäßig zu erfassenden schneidenden Kanten des Feil- und Zahndreieckes, die für systematische Zwecke erfolgversprechend erscheinen. Ferner bestünde für eine zukünftige Determination eine wesentliche Erleichterung darin, daß eine Zählung sich selbst bei schwacher Lupenvergrößerung ausführen läßt, da nur die deutlich sichtbaren Feilleisten des vordersten Schalendreieckes gezählt zu werden brauchen. Ich habe bei allen mir vorliegenden Schalen stets die Beobachtung machen können, daß die Zahl der Feilleisten einer Schale mit der der Zahnleisten übereinstimmt.

Es ist natürlich selbstverständlich, daß die Zahl der schneidenden Kanten mit dem Alter des Tieres zunimmt, und SIGERFOOS (1908) hat ja gezeigt, wie das Wachstum der Schale vor sich geht. Dieser Umstand wird jedoch bedeutungslos, sobald man gleichaltrige Schalen miteinander vergleicht. Nun hat aber bereits MILLER (1922) nachzuweisen vermocht, daß das Wachstum der Schale und somit die Anzahl der schneidenden Kanten von dem Salzgehalt, der Temperatur des Meerwassers,

kurz, von den Umwelteinflüssen abhängig ist. Die, verschiedenen Stellen der Bucht von San Francisco entnommenen Tereidiniden (*Teredo navalis*) zeigten ein verschieden starkes Wachstum, immerhin ein recht bedeutsamer Umstand, der bei der Beurteilung der systematischen Wertigkeit der schneidenden Kanten berücksichtigt werden muß. Abgesehen davon, daß diese Variabilität bei unseren Exemplaren wohl keine Rolle spielt (denn die beiden Serien stammen jeweils von *einem* Fundort und sind jeweils in *einer* bestimmten Jahreszeit gesammelt worden), so scheint noch eine andere Überlegung diese Schwierigkeit überwinden zu lassen.

Das Wachstum der Schale kommt ja nicht nur in einer neuerlichen Anlagerung von *schneidenden* Kanten zum Ausdruck, sondern auch in einer Kalkanlagerung an die *übrigen* Schalenränder, mit anderen Worten, in der *Vergrößerung* der Schale überhaupt. Um zu einem exakten Ergebnis zu kommen, muß also die absolute Größe der Schale zur Anzahl der schneidenden Kanten in Beziehung gesetzt werden. Es genügt fürs erste wohl, wenn man die Höhe der Schale auf die Anzahl der schneidenden Kanten bezieht, denn es ist anzunehmen, daß, wenn die Schale an Größe zunimmt, auch die Höhe wächst. Später werden dann noch die Breite und andere Maße in derselben Weise behandelt, so daß das Bild vollständig wird.

Die Höhe der Schale wurde in der Weise festgestellt, daß vom höchsten dorsalen Punkt zum niedersten ventralen Punkt eine Linie gezogen und deren absolute Länge, in Millimeter ausgedrückt, gemessen wurde (Abb. 21). Die Anzahl der schneidenden Kanten in steigender Größe angeordnet, ergab für *B. capensis* die in Tabelle 1 aufgezeichneten Werte.

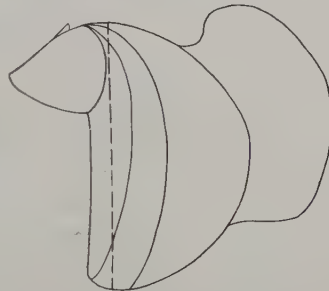


Abb. 21. Messung der Schalenhöhe.

Tabelle 1. Beziehungen zwischen der Anzahl der schneidenden Kanten (K) und der Gesamthöhe der Schale (H).

Quotient = $Q = K : H$. (*Bankia* [*Bankia*] *capensis* CALMAN.)

K.	H.	Q.	K.	H.	Q.
8	5,0	1,6	41	11,0	3,7
19	8,0	2,4	41	12,0	3,4
20	10,0	2,0	43	12,0	3,6
24	8,0	3,0	46	10,5	4,4
25	9,0	2,8	46	11,5	4,0
30	11,0	2,7	49	10,0	4,9
33	10,0	3,3	52	13,0	4,0
34	11,5	2,9	56	13,0	4,3
35	12,0	2,9			

Wenn man diese Zahlen, vor allem aber ihre Quotienten miteinander vergleicht, so ergibt sich, daß die Anzahl der schneidenden Kanten mit der Höhe der Schale in keinerlei positiver Korrelation steht. Es ist also *nicht* so, daß kleine Schalen wenig Kanten, große Schalen viele Kanten besitzen, sondern es kommen trotz des allmählichen Anstieges der drei Zahlenreihen immer wieder Außenseiter vor: kleine Schalen mit vielen Kanten und große Schalen mit wenig Kanten.

Die Verhältnisse werden noch deutlicher, wenn man die Werte in ein Koordinatensystem einträgt und eine Kurve zeichnet, wie dies in Abb. 22 geschehen ist. Wohl steigt die Kurve allmählich an und der Endpunkt der Kurve liegt am höchsten; aber zwischendurch finden sich genug

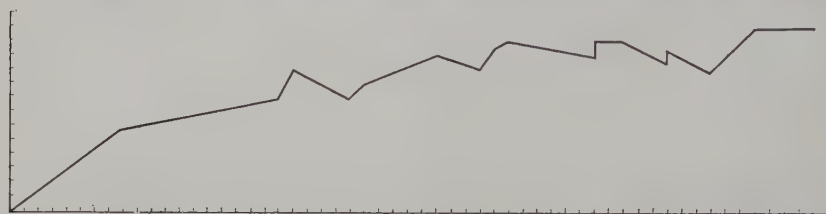


Abb. 22. Beziehungen zwischen der Höhe der Schale und der Anzahl der schneidenden Kanten von *Bankia capensis* CALM.

Punkte, die nicht nur unter das Niveau des vorhergehenden, sondern sogar unter das des *vorvorhergehenden* Punktes gefallen sind.

Man wende nicht ein, daß die 17 hier zur Darstellung gebrachten Werte zu gering seien, um einen sicheren Schluß zuzulassen. Sie wären es, wenn die Kurve kontinuierlich anstiege. Dann bestünde die Möglichkeit, daß sich unter den 17 Schalen zufällig nur solche gefunden hätten, deren Maße auf ein positives Ergebnis schließen lassen. Da die Kurve aber unseren Erwartungen nicht entspricht, d. h. da die Anzahl der schneidenden Kanten nicht mit der Höhe der Schale zunimmt, so genügen die wenigen Werte vollauf.

Daß der Zuwachs an schneidenden Kanten tatsächlich nicht Schritt hält mit dem Längenwachstum der Schale, geht noch einleuchtender aus den Zahlenverhältnissen der Schale von *T. navalis* hervor, die in der Tabelle 2 zur Aufstellung gelangt sind.

Tabelle 2. Beziehungen zwischen der Anzahl der schneidenden Kanten (K) und der Gesamthöhe der Schale (H).

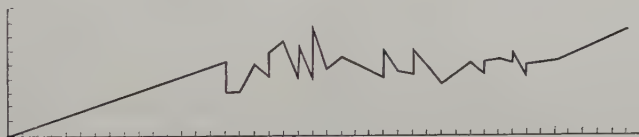
$$\text{Quotient} = Q = K : H. \quad (Teredo [Teredo] navalis \text{ LINNÉ.})$$

K.	H.	Q.	K.	H.	Q.
15	3,0	5,0	16	3,0	5,3
15	3,1	4,8	17	5,0	3,4
15	3,3	4,6	18	4,0	4,5
15	3,6	4,2	18	5,9	3,1
15	5,0	3,0	19	5,5	3,5

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

K.	H.	Q.	K.	H.	Q.
20	4,0	5,0	28	4,1	6,8
20	4,2	4,8	28	5,0	5,6
20	4,5	4,4	28	6,0	4,7
20	5,2	3,8	29	4,9	5,9
20	5,6	3,6	30	3,6	8,4
21	4,0	5,3	32	5,1	6,3
21	4,6	4,6	33	4,2	7,9
21	6,0	3,5	33	5,2	6,3
21	6,1	3,4	34	5,3	6,4
21	8,0	2,6	35	5,2	6,7
22	4,7	4,7	35	5,9	5,9
23	5,4	4,3	36	4,1	8,8
26	4,0	6,5	36	5,0	7,2
26	6,0	4,3	38	5,3	7,2
27	4,4	6,1	43	7,6	5,4

Ein Vergleich der Zahlenreihen bestätigt in noch höherem Maße das bei *B. capensis* gefundene Verhältnis bzw. Mißverhältnis. Die Kurve (Abb. 23), die im schönsten Zickzack verläuft und deren Endpunkt

Abb. 23. Dasselbe bei *T. navalis*.

sogar tiefer liegt als der höchste Gipfel, spricht für sich. Nichtsdestoweniger liegt die Annahme nahe, daß trotz beiderseitiger großer Variabilität ein Unterschied zwischen den beiden untersuchten, verschiedenen Gattungen angehörigen Arten besteht.

Wenn man die von *B. capensis* gewonnenen Zahlenwerte mit denen von *T. navalis* vergleicht, so kann man sich dem Eindruck nicht verschließen, daß bei gleicher Schalenhöhe die Anzahl der schneidenden Kanten der Schale von *T. navalis* größer ist als bei der von *B. capensis*. Wenn man ferner berücksichtigt, daß der Materialschwierigkeiten wegen von *T. navalis* hauptsächlich kleine, von *B. capensis* hauptsächlich große Schalen zur Verwendung kommen mußten, so scheint hier tatsächlich ein systematisch verwertbarer Unterschied vorzuliegen. Sieht man jedoch von dem allgemeinen Eindruck ab und vergleicht man die einzelnen Werte genau, so kommt man bald zu Zahlen, die sich so sehr naheliegen, daß es eigentlich nur dem Zufall zuzuschreiben ist, wenn keine sich vollkommen deckenden Zahlenwerte vorhanden sind. Wir finden bei *B. capensis* zwei Schalen von 8 mm Höhe, von denen die eine 19, die andere 24 schneidende Kanten besitzt.

Eine gleichhohe Schale von *T. navalis* besitzt 21 schneidende Kanten. Abgesehen davon, daß derartig geringe Unterschiede an sich systematisch unverwertbar sind, so bedarf es bei der bedeutenden Variabilität, wie sie uns allenthalben aus den Zahlenreihen entgegenspringt, keiner allzugroßen Phantasie, um sich vorzustellen, daß eine *Bankia*-Schale von 8 mm Höhe einmal 21, oder eine *Teredo*-Schale der gleichen Höhe einmal 19 bzw. 24 schneidende Kanten aufweisen kann. Zugegeben, daß bei dem sonstigen Differieren der übrigen Werte eine Annäherung bzw. Deckung nur selten vorkommen mag, so genügt unser Befund dennoch, um das in Frage stehende Merkmal für eine wirklich wissenschaftliche Systematik als unbrauchbar zu bezeichnen. Trägt man beide Kurven in dasselbe Koordinatensystem ein (Abb. 24), so verläuft zwar die *Bankia*-Kurve erheblich oberhalb der *Teredo*-Kurve, aber es gibt doch einen Punkt, wo ein Gipfel der *Teredo*-Kurve mit zwei Punkten der *Bankia*-Kurve auf die-

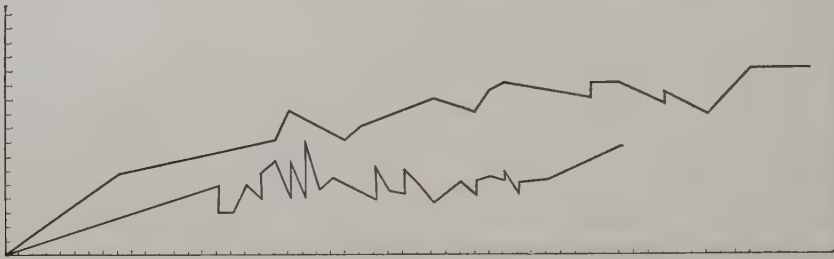


Abb. 24. Dasselbe von *B. capensis* und *T. navalis*.

selbe Horizontale zu liegen kommt. Zusammenfassend läßt sich über das Verhältnis der Anzahl der schneidenden Kanten zur Höhe der Schale sagen, daß

1. bei gleicher Schalenhöhe die Anzahl der schneidenden Kanten der Schale von *B. capensis* größer ist als bei *T. navalis*, daß dieses Verhältnis jedoch nicht durchgehend besteht und demzufolge eine systematische Verwertbarkeit des in Frage stehenden Merkmals ausgeschlossen erscheint,
2. der Zuwachs an schneidenden Kanten nicht Schritt hält mit dem absoluten Längenwachstum der Schale.

Das letzte Resultat insbesondere regt zu weiteren Studien über das Schalenwachstum überhaupt an.

Es ist klar, daß die schneidenden Kanten sowohl des Feil- als auch des Zahndreieckes *gleichzeitig* abgelagert werden. Dies geht allein schon aus der Tatsache hervor, daß beide Dreiecke stets die gleiche Kantenzahl aufweisen. Der Zuwachs an Kanten bestimmt also auch gleichzeitig das Wachstum des Feil- und Zahndreieckes. Wie in dem Kapitel über die Oberflächenstruktur der Schale bereits hervorgehoben wurde, geht vom

ventralen Ende einer jeden Zahnleiste des Zahndreiecks eine Zuwachslinie in mehr oder weniger flachem Bogen zum Aurikel hin. Diese Zuwachslinie ist es, die dem Faser- und Streifendreieck ihre charakteristische Oberfläche gibt. Die zuletzt abgeschiedene, also vorderste schneidende Kante des Zahndreiecks geht kontinuierlich in den unteren Rand der Schale über. Somit bestimmt also der Zuwachs an schneidenden Kanten nicht nur das Wachstum des Feil- und Zahndreiecks, sondern auch das des Faser- und Streifendreiecks. (Das Wachstum des Aurikels wird noch durch andere Komponenten mitbestimmt.) Danach müßte man also annehmen, daß Schalenhöhe und Anzahl der schneidenden Kanten in positiver Korrelation stünden, wenn die vorherigen Untersuchungen uns nicht eines besseren belehrt hätten.

Es muß also irgendwo eine „Fälschung“ vorkommen, die bei genauerem Zusehen auch unschwer zu erkennen ist.

Vergleichen wir zunächst zwei Schalen von *T. navalis*, die beide 5,0 mm lang sind, von denen die eine 15, die andere jedoch 28 schneidende Kanten besitzt. Die Kanten der ersten Schale stehen in gleichen, ziemlich großen Abständen (Abb. 25) auf dem Feil- und somit auch auf dem Zahndreieck. Die Zuwachsstreifen des übrigen Schalenteiles ent-

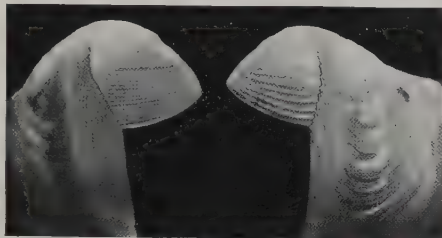


Abb. 25. Feildreiecke zweier Schalen von *T. navalis*. Vergr. 4X.



Abb. 26. Basalteile zweier Schalen von *T. navalis*. Vergr. 4X.

sprechen diesen Abständen (Abb. 26). Auf der zweiten Schale stehen die Kanten zunächst in denselben Abständen wie auf Schale 1 (Abb. 25), rücken dann aber nach dem vorderen Rande zu sehr eng zusammen. So kommt es, daß auf einer beinahe genau so großen Fläche wie sie die schneidenden Dreiecke der Schale 1 einnehmen 13 Kanten mehr zu stehen kommen. Wie aus Abb. 25 deutlich zu ersehen ist, entsprechen den enger gestellten Kanten des Feildreiecks die gleiche Anzahl enger aneinandergerückter Kanten des Zahndreiecks. Abb. 26 endlich zeigt, daß den enger gestellten Kanten des Zahndreiecks auch dicht nebeneinander verlaufende Zuwachsstreifen des Faser- und Streifendreiecks entsprechen, wodurch die gleiche Höhe der Schale bei verschiedener Kantenzahl ihre Erklärung gefunden hat.

Der Umstand, daß viele Kanten plötzlich sehr eng nebeneinander ab-

gelagert werden, mag seine Ursache in den verschiedensten äußeren und inneren Faktoren haben, die einzeln aufzudecken wohl kaum möglich ist.

Nehmen wir nun zwei Schalen, die bei gleicher Kantenzahl eine verschiedene Höhe aufweisen, z. B. 15 Kanten bei einer Schale von 3 mm, bei einer anderen von 5 mm, so finden wir, daß die Kanten der kleinen Schale überhaupt schmaler, feiner und zierlicher sind als bei der großen, womit natürlich eine geringere Größe der gesamten Schale in ursächlichem Zusammenhang steht.

Zusammenfassend muß also gesagt werden, daß die Ungleichheit zwischen der Anzahl der schneidenden Kanten und der Höhe der Schale zustande kommt

1. durch die Variabilität der Größe der Abstände zwischen den schneidenden Kanten,
2. durch die Variabilität der Kantendicke überhaupt.

Wenn also das Verhältnis der Kantenzahl zur Höhe der Schale aus uns jetzt bekannten Gründen systematisch unverwertbar ist, so müssen wir nach anderen Verhältnissen suchen.

Bleiben wir zunächst bei unserer eingangs gestellten Aufgabe, der Beziehung zwischen Kantenzahl und Größe der Schale.

Das Verhältnis zwischen Kantenzahl und Größe der kantentragenden Dreiecke (also der Feil- und Zahndreiecke) fällt von vornherein weg. Es wurde ja soeben gezeigt, daß auch die Dicke der Kanten variabel ist und eine Anzahl dünner Kanten auf ein kleines Dreieck zu stehen kommt, während dieselbe Anzahl in dickerer Ausführung auf einem größeren Dreieck Platz hat. So bleibt schließlich nur noch übrig, die Kantenzahl mit der Breite der Schale zu vergleichen.

Hierzu muß vor allen Dingen einmal festgelegt werden, was denn überhaupt als Breite der Teredinidenschale zu bezeichnen ist. Da, wie aus den vorherigen Betrachtungen zur Genüge hervorgeht, das Feildreieck nicht mitgerechnet zu werden braucht, so könnte man die Breite der Schale von der Mitte der vorderen Kante des Zahndreieckes bis zum hinteren Rand des Aurikels rechnen. Nun muß aber gleich vorausgeschickt werden, daß gerade das Aurikel den allervariabelsten Teil der Schale darstellt, der sich zu keinem anderen in Beziehung setzen läßt. Wir werden später sehen, daß die Größe des Aurikels in gar keinem Verhältnis zur Gesamtgröße der Schale steht. Das Aurikel darf also nicht mitgerechnet werden, wenn die Ergebnisse einwandfrei sein sollen. Wenn demnach in Zukunft von der Breite der Schale die Rede ist, so ist damit das Stück zwischen der äußeren freien Kante des Zahndreieckes und dem hinteren, an das Aurikel grenzenden Rand des Streifendreieckes gemeint. Die Breite einer Schale wurde in der Weise bestimmt, daß von dem am weitesten kaudalwärts gelegenen Punkt der hinteren Kante des Streifendreieckes eine Senkrechte auf die vordere freie Kante des Zahndreieckes

gefällt wurde. Die Länge dieser Linie in Millimetern gemessen, ergab die Breite der Schale (Abb. 27).

Man könnte nun auch hier die Breite der Schale in direkte Beziehung zur Anzahl der Kanten setzen; allein, eine Bezugsetzung zur Höhe der Schale führt zu demselben Ziel und hat überdies noch den Vorteil, daß gleichzeitig das Verhältnis zwischen Höhe und Breite aufgedeckt wird.

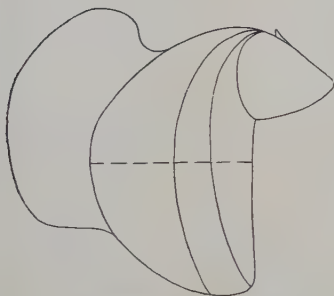


Abb. 27. Messung der Schalenbreite.

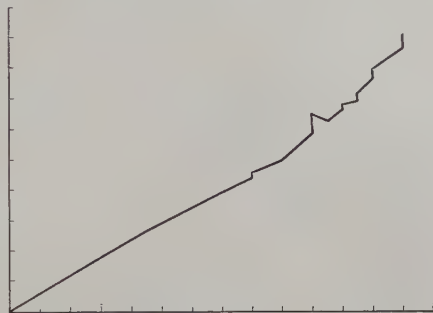


Abb. 28. Beziehungen zwischen Breite und Höhe der Schale von *Bankia capensis*.

Die in Tabelle 3 aufgezeichneten Werte von *B. capensis* zeigen bei ansteigenden Höhenzahlen wachsende Breitenzahlen. Wie zu erwarten war, nimmt bei Vergrößerung der Höhe auch die Breite zu. Die Kurve (Abb. 28) zeigt dementsprechend einen allmählich ansteigenden Verlauf, und nur einmal ist das Fallen eines Punktes unter das Niveau des vorhergehenden zu beobachten. So zeigt sich, daß auch hier gelegentlich einmal ein Außenseiter vorkommt, doch will dies gegen den sonst durchaus positiven Verlauf der Kurve nicht viel besagen, so daß man unbedenklich den ja ohne weiteres als eine Selbstverständlichkeit erscheinenden Satz aufstellen kann, daß mit zunehmender Schalenhöhe auch die Breite wächst, daß jedoch das Verhältnis zwischen Höhe und Breite kein absolut konstantes ist und mit Zunahme der Schalengröße in der Regel kleiner wird.

Tabelle 3. Beziehungen zwischen der Schalenhöhe (H) und der Schalenbreite (B).
Quotient = $Q = H : B$. (*Bankia* [*Bankia*] *capensis* CALMAN.)

H.	B.	Q.	H.	B.	Q.
5,0	2,9	1,72	11,0	6,7	1,64
8,0	4,4	1,82	11,0	6,8	1,62
8,0	4,5	1,78	11,5	7,0	1,64
9,0	5,0	1,80	11,5	7,2	1,60
10,0	5,0	1,68	12,0	7,7	1,56
10,0	6,4	1,56	12,0	8,0	1,50
10,0	6,5	1,54	13,0	8,7	1,49
10,5	6,3	1,65	13,0	9,2	1,41

Auch bei *T. navalis* nehmen wir ein allmähliches Größerwerden der Werte wahr und die Kurve steigt an (Abb. 29). Hier sind infolge

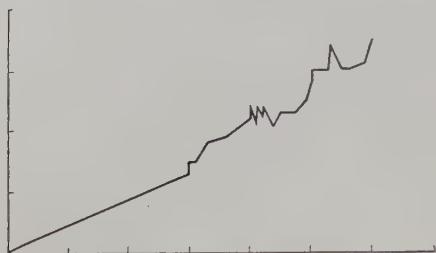


Abb. 29. Dasselbe von *T. navalis*.

der größeren Anzahl der untersuchten Schalen die zurückspringenden Punkte häufiger als bei *B. capensis*, ein Beweis, daß die oben gemachte Einschränkung auch für diese Spezies gilt, und daß in der Regel eine Zunahme der Länge mit einer Zunahme der Breite Hand in Hand geht,

daß jedoch immer wieder einmal Schalen auftauchen, die ein wenig außerhalb der Norm stehen.

Tabelle 4. Beziehungen zwischen der Schalenhöhe (H) und der Schalenbreite (B).

Quotient = $Q = H : B$. (*Teredo* [*Teredo*] *navalis* LINNÉ.)

H.	B.	Q.	H.	B.	Q.
3,0	1,3	2,31	4,6	2,3	2,00
3,0	1,4	2,15	4,7	2,3	2,04
3,0	1,5	2,00	4,9	2,5	1,96
3,1	1,5	2,07	5,0	2,8	1,78
3,3	1,8	1,83	5,0	2,9	1,72
3,6	2,0	1,80	5,0	3,0	1,67
4,0	2,2	1,82	5,1	3,0	1,70
4,0	2,4	1,67	5,2	3,0	1,73
4,1	2,1	1,95	5,3	3,0	1,77
4,1	2,4	1,71	5,3	3,4	1,56
4,2	2,2	1,91	5,5	3,0	1,83
4,2	2,4	1,75	5,9	3,1	1,90
4,4	2,1	2,09	6,0	3,5	1,72
4,5	2,3	1,96			

Man könnte nun auf den Gedanken kommen, daß allein in dem Verhältnis der Höhe zur Breite sich ein Unterschied ausdrücke. Allerdings müßten dann immer eine große Anzahl von Schalen der fraglichen Spezies zur Untersuchung herangezogen werden, da die Verhältniszahl immerhin einige Variabilität besitzt. Ferner wurde festgestellt, daß der Quotient allmählich abnimmt; es müßte also die Verhältniszahl immer auf den Divisor oder den Dividenten bezogen werden, d. h. auf die Länge oder Breite. Wenn man davon absieht, daß bei verschiedenen großen Schalen beider Spezies gleiche Verhältniszahlen vorkommen (1,72, 1,78, 1,80, 1,82), so liegen die Werte bei der kleinsten *Bankia*- und der größten *Teredo*-Schale unseres Materiales (also bei nahezu gleichgroßen Schalen) ziemlich nahe beieinander, so daß auch dieses Verhältnis nicht zu systematischen Zwecken herangezogen werden kann. Daß die *Teredo*-Reihe

mit größeren Zahlen (2 und darüber) anfängt und mit größeren Zahlen aufhört als die *Bankia*-Reihe, darf nicht weiter wundernehmen oder gar zu systematischen Ausdeutungen Anlaß geben. Es liegt dies meines Erachtens lediglich daran, daß die *Teredo*-Reihe mit kleineren Schalen anfängt und aufhört als die *Bankia*-Reihe. Es wären am Ende der *Teredo*-Reihe wohl ebenso kleine Quotienten aufgetreten, wenn größere Schalen zur Fortsetzung der Reihe zur Verfügung gestanden hätten, wie die *Bankia*-Reihe mit größeren Zahlen begonnen hätte, wenn Schalen von geringeren Dimensionen, also von den jüngsten Tieren vorhanden gewesen wären.

Haben uns auch die Untersuchungen über das Verhältnis der Schalengröße zur Anzahl der schneidenden Kanten, sowie das der Höhe zur Breite kein systematisch verwertbares Merkmal geliefert, so sind uns hierdurch doch weitere Einblicke in das Wachstum der Schale eröffnet worden.

Die mit fortschreitender Reihe allmählich kleiner werdenden Quotienten der Tabellen 3 und 4 sagen uns doch schließlich nichts weiter, als daß bei jungen Tieren in der Regel das Breitenwachstum stärker hinter dem Höhenwachstum zurückbleibt als bei älteren Tieren. Bezugnehmend auf den oben ausgesprochenen Satz, lassen sich die für das Schalenwachstum weiterhin in Betracht kommenden Untersuchungsergebnisse folgendermaßen formulieren:

1. Abgesehen von gelegentlichen Ausnahmen, nimmt mit der Schalenhöhe auch die Breite zu.
2. Die Schale der untersuchten Spezies ist stets höher als breit; doch ist bei jungen Tieren das Höhenwachstum dem Breitenwachstum stärker voraus als bei älteren.

Bei der Betrachtung über die Breite der Schale wurde bereits erwähnt, daß das Aurikel nicht mitgerechnet werden darf, da seine Variabilität eine so außerordentliche ist, daß ihm gegenüber allen anderen Schalentteilen eine Sonderstellung eingeräumt werden muß. Als weiterer, eine exakte Untersuchung erschwerender Umstand kommt hinzu, daß das Aurikel, seiner eigentümlichen Form wegen, einer zahlenmäßigen Erfassung nur wenige Angriffspunkte bietet, daß vor allem die Aurikelgröße rechnerisch kaum darstellbar ist und die bereits von anderen Autoren an ihm vorgenommenen Messungen recht unsicher erscheinen. Deshalb, sowie dem Umstande nach, daß bereits aus den Abbildungen alles wesentliche herausgelesen werden kann, wurde auch von einer Aufstellung eines Aurikelindex, wie dies MILLER (1922) tat, Abstand genommen.

Es konnte gezeigt werden, daß alle bisher untersuchten Schalentteile im Wachstum ziemlich gleichen Schritt halten und es interessiert zunächst die Frage, ob dies auch für das Aurikel zutrifft. In den Abb. 30 und 31 sind Schalen von *T. navalis* der Größe ihrer

Aurikel in bezug auf die Gesamtgröße nach, von links nach rechts angeordnet, also so, daß links am Anfang der Reihe die Schale mit dem verhältnismäßig kleinsten, rechts, am Ende der Reihe, die mit dem verhältnismäßig größten Aurikel steht. Das bunte

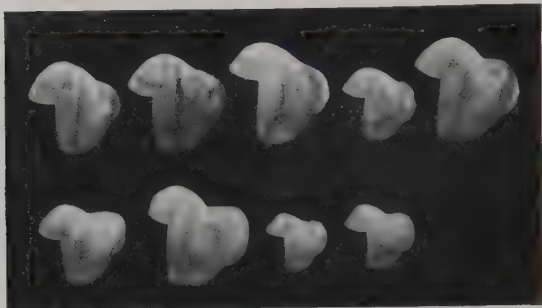


Abb. 30.



Abb. 31.

Abb. 30 und 31. Schalen von *T. navalis* zur Demonstration der Aurikel-Variabilität. (Patria: Wilhelmshaven.) Vergr. $1\frac{1}{3}\times$.

zunächst, daß der verschiedenartige Ansatz des Aurikels eine Variation darstelle, die durch die verschiedensten äußeren Faktoren hervorgerufen sei, kam dann aber zu dem Schluß, daß diese Verschiedenheit durch das Alter bedingt sein müsse. In der Tat zeigen alle

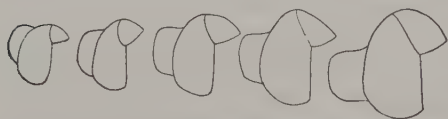


Abb. 32. Schalen von *T. navalis* (Patria: San Francisco). Die Schalen sind von links nach rechts dem steigenden Alter ihrer Träger nach angeordnet. Nach MILLER, unverändert, aber in anderer Technik umgezeichnet. Vergr. $1\frac{1}{3}\times$.

aufweisen. MILLER bildet zum Überfluß nochmals eine besondere hier wiedergegebene Reihe (Abb. 32) ab, in der fünf, allmählich größer werdende Schalen ein langsam nach der Ventralseite zu rückendes Aurikel zeigen.

Durcheinander von kleinen und großen Schalen verrät dem Beschauer auf den ersten Blick, daß die Aurikelgröße von der Größe der übrigen Schale absolut unabhängig ist.

Als weiteres untersuchenswertes Merkmal kommt die Ansatzstelle des Aurikels in Betracht. Hier hat MILLER (1922) bei *T. navalis* von Crockett (Golf von San Francisco) festgestellt, daß an den Schalen junger Tiere das Aurikel dorsalwärts, bei älteren dagegen ventralwärts gelagert ist. Er glaubte

von ihm photographisch abgebildeten Schalen diese Besonderheit. Wir finden durchweg, daß alle kleinen Schalen ein nach der Dorsalseite, die größeren nach der Mitte und die größten nach der Ventralseite hin verlagertes Aurikel

Es ist nun merkwürdig und in höchstem Grade beachtenswert, daß ich bei dem mir vorliegenden Material aus Wilhelmshaven diese Beziehung nicht finden konnte. Hier herrscht bezüglich der Ansatzstelle des Aurikels dieselbe Variabilität, wie wir sie bei der Größe des Aurikels kennen gelernt haben, so daß es nicht schwer war, eine Reihe zusammenzustellen, die gerade umgekehrt verläuft wie die von MILLER dargestellte, d. h. die kleinste Schale hat ein ventralwärts gelegenes Aurikel, die größte ein dorsales. Nun ist ja, wie bereits gezeigt werden konnte, die Größe einer Schale kein Maßstab für deren Alter; hierfür kommt, wie MILLER (l. c.) ausführlich darlegte, nur die Anzahl der schneidenden Kanten in betracht unter Berücksichtigung der für jede Örtlichkeit charakteristischen Wachstumsgeschwindigkeit. Aber auch in dieser Hinsicht stimmt unsere Reihe. Die Tabelle 5 zeigt, daß nur solche Schalen ausgewählt wurden, deren Höhe mit der Anzahl der schneidenden Kanten zunimmt (Abb. 33).

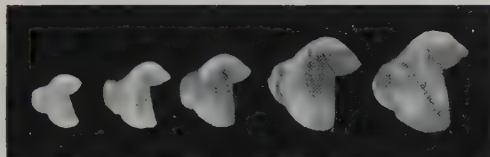


Abb. 33. Schalen von *T. navalis* (Patria: Wilhelmshaven).
Anordnung wie bei Abb. 32.

Tabelle 5. Beziehungen zwischen Schalenhöhe (H) und der Anzahl der schneidenden Kanten (K) der in Abb. 33 zur Darstellung gebrachten Schalen von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ.

H.	K.	H.	K.
3,0	16	5,0	30
4,0	20	5,9	35
4,1	28		

Natürlich soll die in Abb. 33 dargestellte Reihe nicht zur Aufstellung eines „umgekehrten MILLERSchen Gesetzes“ dienen. Sie soll nur zeigen, wie groß und umfangreich die Variabilität unseres Materiales ist. Es liegt durchaus kein Grund vor, an der exakten Arbeitsweise MILLERS zu zweifeln. Übrigens zeigen alle von ihm abgebildeten Schalen das seiner Theorie entsprechende Verhältnis, das umgekehrt aus den mir zur Verfügung stehenden Schalen nun nicht herauszulesen ist. Diese Unstimmigkeit läßt sich meines Erachtens durch nichts weiter erklären als durch die große Variabilität der *Teredo*-Schale, die MILLER ein Schalensortiment in die Hand spielte, auf Grund dessen er unbedingt zu seinen Schlußfolgerungen kommen mußte. Von der ungeheuren Größe der Variabilität der Terediniden-Schale kann man sich wohl dann erst einen richtigen Begriff machen, wenn mehrere Untersuchungen an einem unvergleichlich größeren Material vorgenommen werden.

Daß den MILLERSchen Feststellungen keine objektive Gültigkeit zukommt, ist um so bedauerlicher, als es sich hier um das erste feste und

eventuell systematisch brauchbare Verhältnis zwischen der Anzahl der schneidenden Kanten und den Maßen eines anderen Schalteils gehandelt hätte. Nach dem wie die Dinge aber in Wirklichkeit liegen, sehen wir uns auch in dieser Hoffnung betrogen.

Wie verhält es sich nun mit der *Bankia*-Schale?

Wenn man die in den Abb. 34 und 35 zusammengestellten *Bankia*-Schalen mit den *Teredo*-Reihen vergleicht, so kann man sich dem Eindruck nicht verschließen, daß die Tendenz zu einem mehr dorsalwärts ansetzenden Aurikel bei *B. capensis* größer ist als bei *T. navalis*. Allein, wenn auch in der ganzen *Bankia*-Reihe kein Aurikel anzutreffen ist, das soweit ventralwärts verschoben ist, wie dies bei den *Teredo*-Schalen

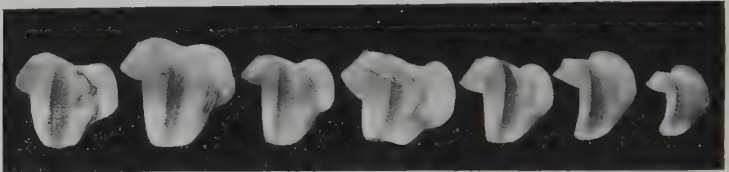


Abb. 34.

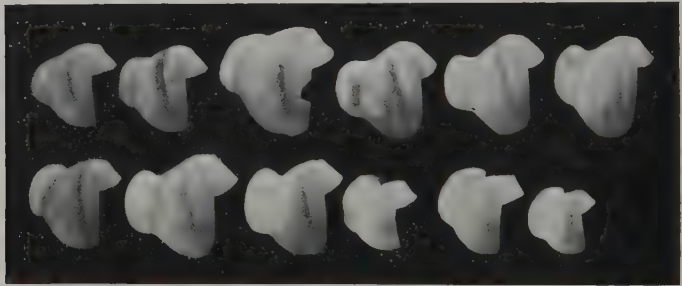


Abb. 35.

Abb. 34 und 35. Schalen von *B. capensis* zur Demonstration der Aurikel-Variabilität. Vergr. $1\frac{1}{3}\times$.

mehrfach zu beobachten ist, so kommen doch genügend Schalen mit durchaus gleicher Aurikelbildung vor.

Eine weitere, schon besser verwertbar anmutende Eigentümlichkeit der *Bankia*-Schale ist die Bildung des dorsalen Aurikelansatzes. Es ist an den, am Ende der *Bankia*-Reihe befindlichen Schalen durchweg zu beobachten, daß der dorsale Teil des Aurikels über den höchsten Punkt der übrigen Schale emporragt und mit einer eigentümlichen henkelartigen Bildung an dem Streifendreieck ansitzt. Wohl hat MILLER *Teredo*-Schalen gefunden, deren Aurikel ebenfalls über die Schalenhöhe reicht und unter unseren Exemplaren fand sich eine Schale, deren dorsaler Aurikelteil ebenfalls eine henkelähnliche Bildung aufweist. Doch sind diese Bildungen alle von einer wesentlich anderen Form, so daß dieses

Merkmal tatsächlich ein für *B. capensis* charakteristisches zu sein scheint. Bedauerlich ist nur, daß es nicht bei allen Schalen ausgebildet ist, so daß seine eventuell systematische Verwendbarkeit schon von vornherein eine Einschränkung erfahren muß.

Die Schalen der *Bankia*-Reihen (Abb. 34 und 35) sind so angeordnet, daß links am Anfang der Reihe die in ihrer Aurikelbildung den *Teredo*-Schalen am ähnlichsten, am Ende der Reihe die „Henkelaurikel“ zu stehen kommen.

Es hat den Anschein, als ob die Henkelbildung des Aurikels nur den kleinen Schalen zukäme, doch finden sich auch Schalen, die bei gleicher Größe einmal ein *Teredo*-ähnliches, das andere Mal ein mit einem Henkel versehenes Aurikel besitzen. Nun wissen wir ja, daß uns die Größe der Schale über deren Alter nichts sagt und daß ein Vergleich der Kantenzahl unbedingt erforderlich ist.



Abb. 36. Schalen von *Bankia capensis*. In der oberen Reihe die Schalen junger, in der unteren die alter Exemplare. Vergr. $1\frac{1}{3}\times$.

Dieser Vergleich zeigt in der Tat, daß alle mit einem wohl ausgebildeten Henkel versehenen Schalen weniger als 30 schneidende Kanten besitzen, während die übrigen, mehr oder weniger *Teredo*-ähnlichen, 30 und mehr aufzuweisen haben. Es scheint also das stark dorsalwärts verlagerte und einen Henkel bildende Aurikel ein Privileg junger Tiere zu sein (Abb. 36).

Tabelle 6. Anzahl der schneidenden Kanten bei Schalen mit henkellosem (S) und henkeltragendem Aurikel (HS) von *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN.

S.	HS.	S.	HS.
30	8	35	24
33	19	41	25
34	20	usf.	

Die Tatsache, daß die Henkelbildung an den Aurikeln junger Tiere nichts weiter darstellt als eine Vergrößerung des Aurikels, also eine Vergrößerung der Ansatzstelle des Schalenschließers, legt die Vermutung nahe, daß dieser Bildung eine funktionelle Bedeutung zukommt. In der

Tat ist der Schalenschließer junger Tiere im Verhältnis zur Größe der vorderen, von den Schalen umhüllten Körperpartie größer als bei älteren Tieren. Es zeigt sich ferner, daß die Lage der Schalen am Vorderende eine andere ist als bei alten Tieren. Wie Abb. 37 zeigt, steht die „Höhenachse“ der Schale eines adulten Exemplares senkrecht zur Längsachse des Körpers, während sie bei juvenilen Tieren mit der Körperlängsachse einen spitzen Winkel bildet. Die hierdurch erreichte vorgeschobene Lage des Feildreieckes, zusammen mit der starken Ausbildung des Schalenschließers scheinen mir dafür zu sprechen, daß das Bohren beim jungen Tiere mehr durch ruckweise Bewegungen der Schale unter fast alleiniger Inanspruchnahme der Feildreiecke vor sich geht. Diese Vermutung findet auch noch darin eine Stütze, daß

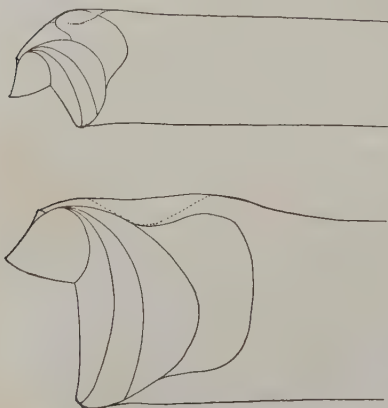


Abb. 37. Junges und altes Exemplar von *B. capensis*. Vergr. $2\frac{1}{2}\times$.

das Zahndreieck der juvenilen Schale lange nicht so stark ist wie bei der adulten und geschont werden muß, während das Feildreieck bereits widerstandsfähig genug ist, um sich ohne Gefahr an der Herstellung der Wohnröhre zu beteiligen.

Die Henkelbildung des Aurikels stellt ferner das erste sichere Unterscheidungsmerkmal der in Frage stehenden Arten dar. Der Umstand jedoch, daß es nur mit Einschränkung, d. h. nur für junge Tiere herangezogen werden darf, läßt es nur für den praktischen Gebrauch, nicht zur Aufstellung eines exakten Systemes zu. Hinzu kommt noch,

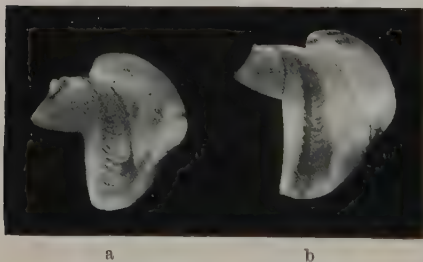


Abb. 38. Schale von *T. megothara* (a) und *B. capensis* (b). Vergr. $2\times$.

daß es nur als Artmerkmal, vielleicht nur zur Unterscheidung der beiden vorliegenden Arten, keinesfalls jedoch als Gattungsmerkmal Verwendung finden kann. In Abb. 38 ist eine Schale von *Teredo (Teredo) megotara* HANLEY neben einer etwas größeren von *B. capensis* dargestellt. Die Aurikel sind sich überraschend ähnlich. Der etwas weiter ausladende ventrale Teil des Aurikels von *Teredo megotara* sowie der etwas kleinere ventrale Ansatzwinkel stehen natürlich noch durchaus innerhalb der Variabilitätsgrenze und können nicht als Unterschiede betrachtet wer-

den. Vor allem aber findet sich bei *T. megotara* die gleiche Henkelbildung wie bei *B. capensis*. Es gibt also auch *Teredo*-Spezies, deren Aurikel eine Henkelbildung aufweist.

Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß

1. die Größe des Aurikels und die Art seines Ansatzes an der Schale von dem übrigen Wachstum der Schale unabhängig ist, und daß die von MILLER bei den Exemplaren von *T. navalis* aus San Francisco festgestellte, mit zunehmendem Alter der Schale dorsalwärts fortschreitende Verlagerung des Aurikels bei den Wilhelmshavener Exemplaren der gleichen Spezies nicht beobachtet werden konnte,

2. junge, noch nicht 30 Kanten zählende Schalen von *B. capensis* ein dorsalwärts hekelartig umgebogenes, über die Schalenhöhe reichendes Aurikel besitzen,

3. dieses Merkmal vermutlich nur den Schalen von *T. navalis* gegenüber als Unterscheidungsmerkmal gebraucht werden kann,

4. dieses Merkmal seines, nur auf eine gewisse Altersstufe beschränkten Vorkommens wegen bei der Aufstellung eines Systems nicht in Betracht kommen kann,

5. es kein Gattungsmerkmal darstellt, und daß es

6. möglicherweise für die Bohrtätigkeit junger *Bankia*-Exemplare von Bedeutung ist.

Hiermit hat auch das Aurikel seine Erledigung erfahren und es bleibt nun noch übrig, die einzelnen Schalenteile unter sich zu vergleichen (so weit dies noch nicht geschehen ist), sowie einzelne, genauen Messungen gute Angriffspunkte bietende Linien und Winkel in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen.

Was die untereinander zu vergleichenden Schalenteile betrifft, so scheiden das Feildreieck und das Aurikel von vornherein aus. Aus den vorherigen Untersuchungen hat sich ergeben, daß das Feildreieck nichts Besonderes bietet, daß seine Größe von der Anzahl der schneidenden Kanten unabhängig ist und im allgemeinen mit der absoluten Größe der Schale gleichen Schritt hält. Das Aurikel ließ sich seiner außerordentlichen Variabilität wegen zur übrigen Schale kaum in Beziehung setzen.

So verbleiben schließlich nur noch die drei, den mittleren Schalenteil zusammensetzenden Stücke übrig (Zahndreieck, Faserdreieck und Streifendreieck), die wiederum nur ihrer Breite nach untereinander verglichen werden können, da sie sich in ihrer Länge ja ziemlich gleich verhalten.

Die Breite der einzelnen Schalenteile wurde folgendermaßen festgestellt: Im Schnittpunkt der freien benachbarten Kanten des Feil- und Zahndreiecks wurde auf der freien Kante des Zahndreiecks eine Senk-

rechte errichtet, deren einzelne, durch die drei Schalenteile gebildeten Abschnitte in Millimeter gemessen die Breite eines jeden Schalenabschnittes ergab (Abb. 39). In der Tabelle

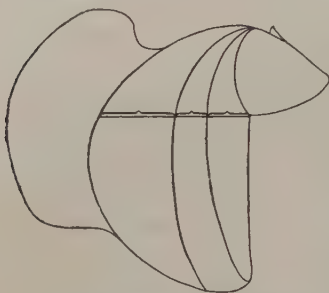


Abb. 39. Messung der Breite des Zahn-, Faser- und Streifendreiecks.

ist das Zahndreieck immer an erster, das Faserdreieck an zweiter und das Streifendreieck an dritter Stelle angeführt, so daß das Verhältnis lautet: Breite des Zahndreiecks : Breite des Faserdreiecks : Breite des Streifendreiecks. Die drei Werte sind allemal auf das Zahndreieck bezogen, dessen Zahlenwert gleich 1 gesetzt wurde. Es ergaben sich für *B. capensis* die in Tabelle 7 eingetragenen Werte.

Tabelle 7. Beziehungen zwischen der Breite des Zahn-, Faser- und Streifendreiecks (BZ, BF, BS). Breite des Zahndreiecks = 1 = konst. (*Bankia* [*Bankia*] *capensis* CALMAN.)

BZ.	BF.	BS.	BZ.	BF.	BS.
1	: 1,00	: 1,67	1	: 0,86	: 0,99
1	: 0,75	: 0,75	1	: 0,44	: 1,00
1	: 1,00	: 0,67	1	: 0,67	: 1,17
1	: 0,43	: 0,86	1	: 0,75	: 0,75
1	: 0,60	: 0,70	1	: 0,57	: 0,72

Auch hier genügt ein Blick, um festzustellen, daß das Verhältnis der Breiten der drei in Frage stehenden Schalenteile untereinander ein mehr als variables ist. Es läßt sich bei noch so aufmerksamer Betrachtung auch nicht die Spur einer Gesetzmäßigkeit herausfinden, so daß es berechtigt erscheint, sich die Mühe zu sparen und bei *T. navalis* nur einige wenige Werte auszurechnen, wie dies in Tabelle 8 geschehen ist.

Tabelle 8. Beziehungen zwischen der Breite des Zahn-, Faser- und Streifendreiecks (BZ, BF, BS). Breite des Zahndreiecks = 1 = konst. *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ.

BZ.	BF.	BS.	BZ.	BF.	BS.
1	: 1,25	: 1,50	1	: 0,67	: 1,00
1	: 1,25	: 1,25	1	: 1,25	: 1,50
1	: 0,75	: 0,75	1	: 0,75	: 0,75

Schon die Tatsache, daß bereits bei verschwindend wenigen Werten das Verhältnis 1 : 0,75 : 0,75 sowohl in der *Bankia*- als auch in der *Teredo*-Reihe zweimal vorkommt, macht eine systematische Verwertbarkeit ganz und gar unmöglich.

Ein weiteres, exakten Messungen zugängliches Verhältnis ist das zwischen der Länge der freien Kante des Feildreieckes und der benachbarten des Zahndreieckes. Die Messung erfolgte nach der in Abb. 40 angegebenen Weise. Auch hier wurde der Übersichtlichkeit halber das Verhältnis zwischen den beiden Kantentlängen ausgerechnet und zwar so, daß die größere Kante des Zahndreieckes auf die kleinere des Feildreieckes bezogen wurde, welches gleich 1 gesetzt ist. Tabelle 9 gibt die gefundenen Zahlenwerte an.

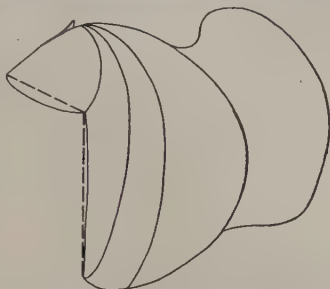


Abb. 40. Messung der freien Kanten des Feil- und Zahndreieckes.

Tabelle 9. Beziehungen zwischen den Längen der benachbarten freien Kanten des Feil- und Zahndreieckes (LFe und LZ). LFe = 1 = k. *Teredo (Teredo) navalis* LINNÉ.

LFe.	LZ.	LFe.	LZ.
1 :	1,57	1 :	1,75
1 :	1,80	1 :	1,67
1 :	1,83	1 :	1,78
1 :	1,43	1 :	1,60
1 :	1,86	1 :	1,70
1 :	1,63	1 :	1,72
1 :	1,86	1 :	1,80

Obwohl die Werte im großen und ganzen konstant sind, gibt es doch einige Außenseiter, so daß eine Differenz von 1:1,43—1:1,86 zu beobachten ist. Noch größer ist die Differenz bei *B. capensis*. Hier ergibt sich bei gleicher Aufstellung und Anordnung der Werte die aus Tabelle 10 ersichtliche Reihe.

Tabelle 10. Beziehungen zwischen den benachbarten freien Kanten des Feil- und Zahndreieckes (LFe und LZ). LFe = 1 = konst. *Bankia (Bankia) capensis* CALMAN.

LFe.	LZ.	LFe.	LZ.
1 :	1,71	1 :	2,25
1 :	1,50	1 :	1,60
1 :	2,00	1 :	2,63
1 :	1,78	1 :	2,33
1 :	2,50		

Die Werte dieser Reihe schwanken zwischen 1:1,50 und 1:2,63. Was aber für unsere Betrachtung am bedeutungsvollsten ist, ist die Tatsache, daß auch hier wieder, trotz der wenigen zur Verfügung stehenden Werte in beiden Reihen gleiche Verhältnisse vorkommen: 1:1,78, 1:1,60 und mehrere bis auf wenige Hundertstel fast genau gleiche Werte:

1:1,57 und 1:1,50, 1:1,71 und 1:1,70 bzw. 1:1,72. Auffallend ist das Vorherrschen großer Werte in der *Bankia*-Reihe (2 und mehr). Ob hierin ein Unterschied zwischen den beiden untersuchten Speizies zum Ausdruck kommt, vermag der geringen Wertezahl wegen nicht gesagt werden; auf jeden Fall schließt das Vorkommen gleicher Werte in beiden Reihen eine systematische Verwertbarkeit des in Frage stehenden Verhältnisses ja sowieso aus.

Ein sehr in die Augen fallendes Merkmal ist der Winkel, der von den benachbarten freien Kanten des Feil- und Zahndreieckes gebildet wird. Er wurde unter Benutzung der zur Messung der freien Kantenlängen

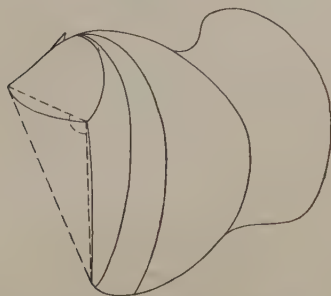


Abb. 41. Messung des von den freien benachbarten Kanten des Feil- und Zahndreieckes gebildeten Winkels, sowie des Abstandes der Spitze des Feildreieckes von der Spitze des Zahndreieckes.

konstruierten Geraden gemessen, wie dies in Abb. 41 veranschaulicht ist. Seine Größe schwankt bei beiden in betracht kommenden Arten zwischen 95° und 110° , so daß also auch er kein sicheres Unterscheidungsmerkmal abgibt.

Schließlich muß noch ein Größenverhältnis erwähnt werden, das gleichsam als Kontrolle der beiden vorherigen Messungen betrachtet werden kann.

Wenn man den Abstand zwischen der Spitze des Feildreieckes und dem ventralen Endpunkt der freien Kante des Zahndreieckes mißt und ihn zur Gesamthöhe der Schale in Beziehung setzt (Abb. 41), so bekommt man für unsere beiden Arten die in den Tabellen 11 und 12 verzeichneten Werte.

Tabelle 11. Beziehungen zwischen der Gesamthöhe der Schale und dem Abstand der Spitze des Feildreieckes von dem ventralen Endpunkt der freien Kante des Zahndreieckes (A). $Q = H : A$. (*Bankia* [*Bankia*] *capensis* CALMAN.)

H.	A.	Q.	H.	A.	Q.
5,0	3,4	1,47	9,4	7,0	1,34
7,0	5,3	1,32	10,0	7,9	1,26
7,1	5,4	1,32	10,3	8,0	1,29
8,0	6,0	1,33	10,3	8,5	1,22
9,0	7,0	1,28	11,0	8,5	1,29
9,2	7,7	1,31	11,4	8,8	1,29

Tabelle 12. Beziehungen zwischen der Gesamthöhe der Schale und dem Abstand der Spitze des Feildreieckes von dem ventralen Endpunkt der freien Kante des Zahndreieckes (A). $Q = H : A$. (*Teredo* [*Teredo*] *navalis* LINNÉ.)

H.	A.	Q.	H.	A.	Q.
4,9	3,5	1,40	6,0	4,2	1,42
5,1	4,0	1,20	5,8	4,3	1,34
5,2	3,9	1,33	5,8	4,5	1,28
5,2	4,0	1,30	5,9	4,2	1,40
5,5	4,0	1,37	6,0	4,2	1,42

Es zeigt sich, daß auch dieses Verhältnis, obwohl in geringeren Grenzen variabel, bei beiden Spezies dasselbe sein kann.

Somit hat sich ergeben, daß unter allen meßbaren Merkmalen nicht ein einziges auch nur zur praktischen Unterscheidung herangezogen werden kann, von tatsächlich festen Art- oder gar Gattungsmerkmalen ganz zu schweigen. Eine Unterscheidungsmöglichkeit wurde in der henkelförmigen Bildung des dorsalen Aurikelteiles junger Schalen von *B. capensis* entdeckt, doch konnte dieses Merkmal, seines Vorkommens bei einer anderen *Teredo*-Art wegen nicht als Gattungsmerkmal angesprochen werden.

Die kleinen, auf der Schaleninnenseite sichtbaren Gebilde, Tuberkel nebst Differenzierungen, Mikroaurikel und Apophyse bieten einer Messung überhaupt keine Angriffspunkte. Dessen ungeachtet könnte eine vergleichende Betrachtung dieser Teile zu einem positiven Ergebnis führen.

Unter den genannten Gebilden scheidet die Apophyse von vornherein aus. Es soll hiermit nicht gesagt sein, daß sie unbrauchbar sei; vielmehr ist die Unmöglichkeit ihrer Verwendung zu systematischen Zwecken in ihrer außerordentlich großen Verletzbarkeit begründet. Selbst bei Anwendung der größten Vorsicht läßt sich kaum eine Schale abpräparieren, ohne daß nicht mindestens ein kleines Stück von der Apophyse abbricht. Bereits abpräparierte Schalen, wie man sie in Sammlungen vorfindet, zeigen fast immer eine verletzte Apophyse; häufig ist nur noch ein kleiner Rest an der Ansatzstelle vorhanden. Unter dem mir zur Verfügung stehenden Material fanden sich nur einige wenige Schalen mit intakter Apophyse, die ihrer geringen Anzahl wegen keinen gültigen Vergleich gestatteten. Es wird dies wohl immer so bleiben und muß aus diesem Grunde wohl oder übel auf die Untersuchung der Apophyse verzichtet werden.

Es kommen also dann die Tuberkel in Betracht, von denen wir zunächst die ventralen ins Auge fassen wollen.

Die ventralen Tuberkel sitzen nach dem Schalenrande zu auf feinen Kalklamellen, während sie sich nach innen zu verdünnen und allmählich in die Schaleninnenseite übergehen. Bei *B. capensis* sitzt das ventrale Tuberkel immer auf drei Kalklamellen, während es bei *T. navalis* häufig nur auf zwei Lamellen ruht. Selbstverständlich handelt es sich hier nicht um ein systematisch verwertbares Merkmal, da es auch *Teredo*-Schalen gibt, deren Tuberkel drei Lamellen aufweisen. Anders verhält es sich mit der Lage der Lamellen. Aus Abb. 42 ist zu ersehen, daß der nach dem Zahndreieck zu gelegene Rand des ventralen Tuberkels von *T. navalis* geradewegs



Abb. 42. Ventraltuberkel der Schalen von *B. capensis* (a) und *T. navalis* (b). Vergr. 5×.

in die äußere Lamelle übergeht, während das bei *B. capensis* nicht der Fall ist. Diese Eigentümlichkeit ist bei allen von mir untersuchten Schalen gefunden worden und scheint sehr konstant zu sein. Bei *T. japonicus* ist die Befestigung des Tuberkels ganz ähnlich wie bei *T. navalis*, doch ist das Tuberkel selbst stark dorsoventral zusammengedrückt. Es läßt sich natürlich jetzt noch nicht sagen, welcher systematische Wert diesen Tuberkelmerkmalen zukommt. Eins ist aber sicher: Wir haben in der Verschiedenartigkeit des Ansatzes der ventralen Tuberkel zum ersten Male ein Merkmal entdeckt, durch das sich die Schalen der beiden uns vorliegenden Arten unterscheiden, einerlei, ob es sich um junge oder alte Schalen handelt.

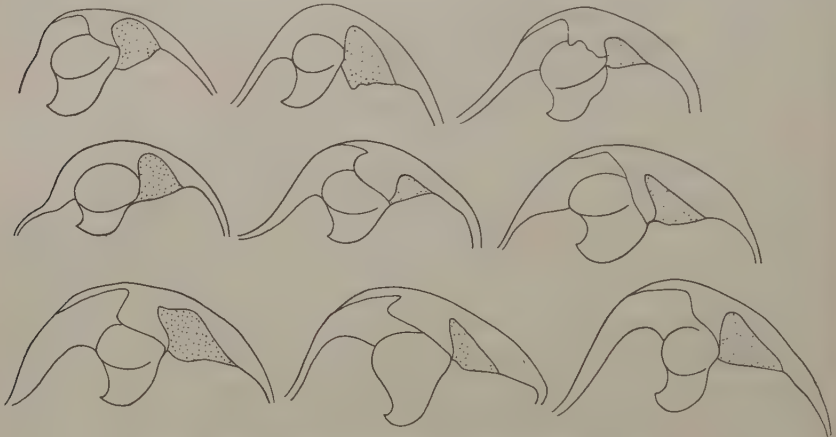


Abb. 43. Dorsale Tuberkel von *Teredo navalis*-Schalen. Vergr. 5×.

Wie verhält es sich nun mit den dorsalen Gebilden der Teredinidenschale?

Die dorsalen Tuberkel selbst bieten hier keine Anhaltspunkte, wohl aber die Tuberkulardifferenzierungen. Auf den Abb. 43 und 44 sind die dorsalen Schalenpartien von *T. navalis* und *B. capensis* zur Darstellung gebracht. Es zeigt sich, daß die Mikroaurikel sehr variabel, die Tuberkularfortsätze dagegen sehr konstant sind und sich bei beiden Arten gut voneinander unterscheiden lassen. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist in der mikroaurikularen Zone gegeben, die bei *B. capensis* sehr stark entwickelt ist und über das Feildreieck hinausragt, was sogar schon bei Betrachtung der Schalenaußenseite zu beobachten ist.

Somit hätten wir wieder zwei weitere Unterscheidungsmerkmale entdeckt, die nur den Nachteil haben, daß sie sich wieder bei anderen Arten und Gattungen finden. So zeigt z. B. *T. japonicus* die-

selbe umgebogene Spitze des Tuberkularfortsatzes, wie *T. navalis*. *Teredo* (*Teredo*) *megotara* HANLEY, der an seinem Tuberkularfortsatz die gleiche Spitze aufweist, hat die vergrößerte mikroaurikuläre Zone wie *B. capensis* (Abb. 38).

Es kann überhaupt der Gedanke auftauchen, daß die schon öfter erwähnte Schale von *T. megotara* sich noch weniger von der *Bankia*-

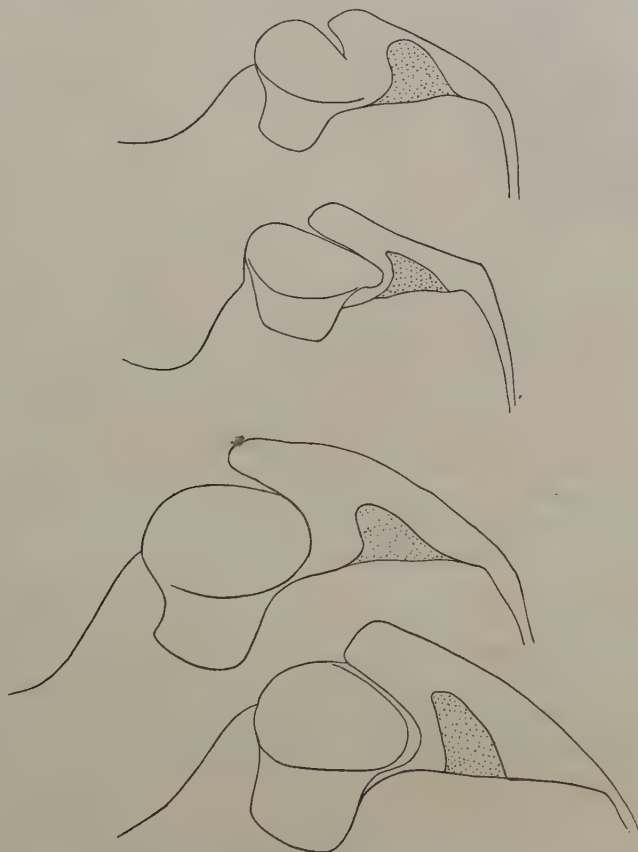


Abb. 44. Dieselben von *B. capensis*-Schalen. Vergr. 5×.

Schale unterscheidet als *T. navalis*. Hier zeigt uns die Schaleninnenseite einen Ausweg. Da, wo auf der Innenseite der *Bankia*-Schale das Aurikel in das Streifendreieck übergeht, ist das Septum ausgebildet. Bei *T. megotara* fehlt das Septum. Aber auch bezüglich dieses Merkmals stoßen wir sogleich wieder auf den alten Übelstand: Die Schale von *T. navalis* hat auch ein Septum.

Nach allem was bisher über die Variabilität der Schale ermittelt

werden konnte, dürfte die Vermutung auftauchen, daß die Schale zu systematischen Zwecken überhaupt unbrauchbar sei. Dies ist nun nicht der Fall. Wir haben gesehen, daß es in der Tat Unterschiede gibt. Merkwürdigerweise fanden wir die brauchbarsten Unterscheidungsmerkmale an den Schalenstellen, die man bislang nicht in den Kreis systematischer Betrachtungen gezogen, ja, die man zum Teil vollständig übersehen hatte. Allen Unterscheidungsmerkmalen haftet jedoch ein großer Fehler an, sie können weder als Gattungs- noch als Artunterschiede angesehen werden. Es ist jedoch möglich, daß bei weiterem Studium der Tuberkel und ihrer Differenzierungen art- bzw. gattungsspezifische Merkmalgruppen gefunden werden können. Vorläufig können wir uns nur mit der Registrierung der wenigen Tatsachen begnügen und die Vergleiche, die wir daran anstellen, verlaufen negativ. Das was wir von einer zukünftigen Teredinidensystematik fordern müssen, ist die genaue Untersuchung aller Schalentteile nach den hier vorgezeigten Richtlinien. Dabei ist es unbedingt erforderlich, daß jeweils eine größere Anzahl von Schalen vorhanden ist. Eine einzige Schale sagt uns in den weitaus meisten Fällen gar nichts. Ein Vergleich der Untersuchungsergebnisse wird dann die wirklich brauchbaren Merkmale unschwer erkennen lassen. Dann erst ist es möglich „Trugmerkmale“ von echten Merkmalen zu unterscheiden. Ein paar Beispiele mögen zur Erläuterung dienen.

Die Schale von *B. capensis* unterscheidet sich von *T. navalis* (allerdings nur im Jugendstadium!) durch die henkelartige Bildung am dorsalen Teil des Aurikels. Aber dieses Merkmal ist kein Gattungsmerkmal. Die Schale von *Teredo megotara* HANLEY zeigt dieselbe Bildung. Umgekehrt gibt es eine ganze Anzahl von *Bankia*-Arten, die keine Henkelbildung aufweisen. Einen, dem von *B. capensis* durchaus ähnlichen Henkel finden wir bei *Bankia* (*Bankia*) *setacea* TRYON, woraus hervorgeht, daß das henkelförmige Aurikel allein, selbst innerhalb der Gattung *Bankia* keinen artspezifischen Wert besitzt.

Betrachten wir uns nun einmal die Schalen von *Teredo* (*Teredo*) *parksii* BARTSCH, so fällt auf, daß alle Schalen durchweg ein ganz



Abb. 45. Schalen von *T. parksii*. Nach MILLER unverändert, aber in anderer Technik umgezeichnet.
Vergr. 2×.

kleines Aurikel besitzen (Abb. 45). Nun kommt eine solche Aurikelbildung auch gelegentlich bei *T. navalis* vor, aber die *parksii*-Exemplare, die sich auch in der Form ihrer Paletten deutlich und sicher von *T. navalis* unterscheiden lassen, zeigen immer dieses kleine Aurikel. MILLER (1924) hat Exemplare dieses Bohrwurmes von drei verschiedenen Fund-

orten untersucht und stets das kleine Aurikel vorgefunden. In diesem Falle kann man unbedenklich sagen, daß für *T. parksi* ein ungewöhnlich kleines Aurikel charakteristisch ist. Ob sich hierin *T. parksi* auch von allen übrigen *Teredo*-Arten unterscheidet, ist eine zweite Frage. Bereits auf den folgenden Seiten derselben Abhandlung beschreibt MILLER einen *Teredo* (*Teredo*) *trulliformis* MILLER, der sich anderweitig recht gut von *Teredo* (*Teredo*) *parksi* BARTSCH unterscheidet, dessen Schale aber trotzdem ein, den *parksi*-Exemplaren sehr ähnliches Aurikel besitzt. Auch die Schale von *Teredo* (*Teredo*) *japonicus* CLESSIN unterscheidet sich auf den ersten Blick von der *navalis*-Schale und der charakteristische Steilabsturz des dorsalen Randes des mittleren Schalen- teiles ist bei allen *japonicus*-Exemplaren ausgebildet (Abb. 45a).



Abb. 45a. Schale von *T. japonicus*. Vergr. 4×.

Diese Beispiele, zusammen mit unseren Untersuchungen, mögen zeigen, daß es vorläufig noch nicht möglich ist, ein endgültiges Urteil über die systematische Verwertbarkeit der Teredinidenschale abzugeben. Was bis jetzt gesagt werden kann, dürfte sich folgendermaßen formulieren lassen.

1. Schalenmerkmale können mit zur Charakterisierung einer Art herangezogen, unter Umständen sogar zur Aufstellung einer Art benutzt werden; in beiden Fällen ist jedoch das Vorhandensein von viel Material, und vor allem, von viel Vergleichungsmaterial, sowie eine eingehende Untersuchung über die Variabilität an den verschiedensten Lokalitäten ein unbedingtes Erfordernis.

2. Da sich bei den Schalen vorläufig keine festen Gattungs- und Artmerkmale feststellen lassen, so ist die Aufstellung eines Systems oder einer Bestimmungstabelle allein auf Grund der bis jetzt in der Literatur beschriebenen Schalenmerkmale ein Ding der Unmöglichkeit.

3. Von diesen Betrachtungen ausgehend sind alle bisher beschriebenen Schiffsbohrwürmer einer Revision zu unterziehen.

4. Bei zukünftigen systematischen Untersuchungen ist den Tuberkeln und ihren Differenzierungen, bzw. ihren Nachbargebilden eine erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken.

Ein Merkmal, das selbst zur beiläufigen Charakterisierung nicht mehr herangezogen werden darf, ist die Anzahl der schneidenden Kanten.

Es ist ja schon seit langem bekannt, daß die Anzahl der schneidenden Kanten in der Hauptsache eine Folgeerscheinung des Alters des Tieres ist, aber daß selbst innerhalb der einzelnen Altersstufen die Kantenzahl variieren kann, ist eine Erscheinung, die wir MILLER verdanken. Schließ-

lich wurde von uns noch festgestellt, daß die Größe der Schale in keinem Verhältnis zu deren Alter, bzw. zur Anzahl der schneidenden Kanten steht, womit auch der letzte Schein einer Verwendungsmöglichkeit der Kantenzahl zu systematischen Zwecken verschwindet.

Wenn nun BARTSCH zur Charakterisierung der einen oder anderen Art die Anzahl der Kanten heranzieht, so ist dies mit unseren jetzigen Erfahrungen nicht mehr in Einklang zu bringen. Was BARTSCHS Charakterisierungsmethode besonders kennzeichnet, ist der Umstand, daß er die Kantenzahl ohne Bezug auf irgendeine andere Größe anführt.

Wir lesen zum Beispiel in seiner „monograph of the american shipworms“ (1923, p. 21), nachdem er bereits eine eingehende Beschreibung von *Teredo* (*Teredo*) *morsei* BARTSCH gegeben hat:

“This species (*T. m.*) closely resembles *Teredo* (*Teredo*) *navalis* L., but differs from it in having the ridges of the anterior area more numerous and much more closely spaced. The specimen of *T. navalis* figured by JEFFREYS has 30 ridges on the anterior area, while in the type of *Teredo morsei* we have 47. The denticulated median area is also much broader in the Morse shipworm than in true *navalis*. In *navalis*, in the specimen figured by JEFFREYS, there are 15 ridges, while in the Morse shipworm there are 27. They are also relatively broader in *Teredo navalis* than in this species.”

BARTSCHS Monographie trägt das Datum vom 6. VI. 1922, die MILLERSche Arbeit ist vom 21. VII. 1922 datiert; BARTSCH konnte also von der MILLERSchen Arbeit nichts wissen. Es ist aber eine durchaus bekannte Tatsache, daß jede Molluskenschale durch Kalkanlagerung wächst; und daß die schneidende Seite der Teredinidenschale, die eben eine Seite der gesamten Schale darstellt ebenfalls durch Anlagerung eine Kalkstreifens, in diesem Falle durch Anlagerung einer schneidenden Kante wächst, dürfte wohl jedem Malakozoologen bereits vor MILLER klar gewesen sein. Übrigens beschreibt SIGERFOOS (1908), den BARTSCH mehrfach zitiert, die Ontogenie der Schale recht genau, und bildet junge *Bankia*-Schalen neben alten ab. Ja, bereits im Jahre 1866 wies BAUMHAUER auf die Tatsache hin, daß die Anzahl der Kanten mit dem Alter zunimmt. Wenn BARTSCH also seine Typusschale ohne Bezug auf irgendeine andere Schalengröße kurzerhand mit der Typusschale JEFFREYS vergleicht, und auf Grund der unterschiedlichen Kantenzahl eine neue Art aufstellt, so ist dies nunmehr völlig unhaltbar.

Wie BARTSCH übrigens dazu kommt, auf dem Zahndreieck (median area) weniger Kanten zu zählen als auf dem Feildreieck (anterior area), ist eine Unverständlichkeit, die nur beiläufig erwähnt sei.

Die Betrachtungen über das Schalenwachstum und die systematische Bedeutung der Schalen seien hiermit beschlossen. Noch einmal sei hervorgehoben, daß die Schalen nur ausnahmsweise zu systematischen Zwecken herangezogen werden können und daß alle zukünftigen dies-

bezüglichen systematischen Bearbeitungen mit ungleich größerer Vorsicht und Sorgfalt ausgeführt werden müssen, als dies bisher geschehen ist.

Wir werden bei der Besprechung der Paletten nochmals auf die Systematik zurückkommen.

VI. Die Paletten der Terediniden und die angrenzenden Weichteile.

1. Die Morphologie der Paletten.

A. Terminologische Einführung.

Die Paletten sitzen in einer kragenförmigen, rings um das Hinterende des Tieres ziehenden Mantelrinne zu beiden Seiten des Siphonenpaares. Ihre Aufgabe besteht in einem Verschuß der Wohnröhrenöffnung bei Störungen irgendwelcher Art.

An jeder Palette unterscheidet man den Palettenstiel und das Palettenblatt (stalk und blade der amerikanischen Autoren). Das Palettenblatt kann einfach sein (*Teredo*), oder aus einer Anzahl einzelner Elemente zusammengesetzt sein, die meist wie die Ziegel eines Daches ineinandergeschachtelt sind. An den Seiten der Einzelemente finden sich bei manchen Formen mehr oder weniger lange Fortsätze (projections der amerikanischen Autoren). Die Paletten können ganz oder teilweise mit einer braunen Haut, der Membran, überzogen sein, die durch Ein- oder Anlagerung von Calciumcarbonat verkalken kann. Die Membran besteht höchstwahrscheinlich aus einer conchiolinartigen Substanz oder gar aus Conchin selbst.

Wir wollen diejenigen Paletten, deren Blatt ein einziges Stück darstellt, kurz als Paletten vom *Teredo*-Typus, solche, bei denen das Palettenblatt aus mehreren Einzelementen zusammengesetzt ist, als Paletten vom *Bankia*-Typus bezeichnen. Die Paletten vom *Teredo*-Typus erscheinen auf den ersten Blick einfacher und ursprünglicher als diejenigen vom *Bankia*-Typus. Es wird sich jedoch im Verlaufe unserer Untersuchungen herausstellen, daß gerade das umgekehrte der Fall ist, so daß ein Voranstellen der Paletten vom *Bankia*-Typus sich am zweckmäßigsten erweist.

B. Form, Oberflächenstruktur und Feinbau der Paletten, nebst biologischen Bemerkungen.

a) Die Palette vom *Bankia*-Typus.

Wir wählen als bestes und aufschlußreichstes Beispiel die Palette von *B. capensis*.

Ein Blick auf die beigelegten Abb. 46 und 47 lehrt, daß der Stiel durch das ganze Palettenblatt hindurchgeht, und daß die einzelnen Palettenelemente, die wie seitlich zusammengedrückte tiefe Schüsselchen aussehen, vom Palettenstiel durchbohrt werden. Es zeigt sich weiterhin,

daß die Paletten einen verschiedenen Bau aufweisen, je nachdem es sich um alte oder junge Paletten handelt, bzw. um die Basis oder Spitze einer alten Palette.

In Abb. 46 ist das Schema einer Palette eines jungen Tieres zur Darstellung gebracht. Die einzelnen Palettenelemente haben einen relativ großen Abstand voneinander und berühren sich nicht. Sie sind lediglich durch den Palettenstiel miteinander verbunden. Die oberen Ränder der Einzelemente zeigen eine nur flache Ausbuchtung und somit auch nur kleine seitliche Fortsätze. Jedes Palettenelement wird von einer Membran umhüllt, die die Außenseite vollkommen und gleichmäßig umgibt, über die oberen Ränder hinausreicht und lateralwärts zu je einem spitzen Fortsatz verwächst, der unter Umständen so lang ist, daß er das nächstfolgende Palettenelement überragt.

Das Wachstum der *Bankia*-Palette erfolgt derart, daß an ihrer Basis, also da, wo der Stiel aus der Palette herausragt, ein neues Element angelegt wird usw. Dies hat zur Folge, daß mit zunehmendem Alter des Tieres eine immer größer werdende Zahl von Palettenelementen resultiert, und daß ferner die frühere Palette immer mehr nach oben geschoben wird und die Spitze der alten Palette bildet. Man kann dann aus einer alten Palette (vorausgesetzt, daß sie noch vollkommen intakt ist) das Aussehen der juvenilen erschließen, indem man nur ihre Spitze allein zu betrachten braucht.

Die Tatsache, daß die Anzahl der einzelnen Palettenelemente im Alter zunimmt, erinnert an eine Parallelerscheinung beim Wachstum der Schale: die Zunahme an schneidenden Kanten mit steigendem Alter. Es wäre erwünscht, wenn auch bezüglich der Paletten ähnliche Untersuchungen ausgeführt würden, wie sie MILLER an Schalen vornahm. Vor allem wäre die Aufdeckung der Beziehung zwischen Kantenzahl der Schale und Elementenzahl der Paletten eine lohnenswerte Untersuchung. Leider reichte mir zur Lösung dieser Fragen das Material in keiner Weise aus.

Doch kehren wir wieder zur *Bankia*-Palette zurück.

An dem älteren und vielgliedrigen Blatt (Abb. 47) sehen wir, daß die neu hinzugekommenen Glieder größer geworden sind. Auch sind sie stärker zusammengedrückt, ihr Volumen ist kleiner geworden. Die oberen Ränder sind sehr tief ausgebuchtet, wodurch die Lateralfortsätze an Länge gewonnen haben. Was jedoch für unsere späteren Untersuchungen und Betrachtungen am wichtigsten ist, ist die Tatsache, daß die neu hinzugekommenen Einzelglieder des Palettenblattes sehr dicht zusammenstehen, bedeutend dichter als die kleinen, zuerst gebildeten, daß sie sich gegenseitig nicht nur berühren, sondern sogar überdecken. Dieses dichte Zusammenstehen nimmt immer mehr zu, je älter die Palette wird, je mehr neue Einzelemente hinzukommen.

Wie verhält sich aber nun die Membran, wenn die Palettenelemente immer dichter zusammenrücken?

Wir konnten feststellen, daß bei der jungen Palette, deren Blatt nur aus einigen wenigen Gliedern besteht, jedes Palettenelement von seiner Membran umkleidet wird und daß beide, Einzelglied und Einzelmembran,

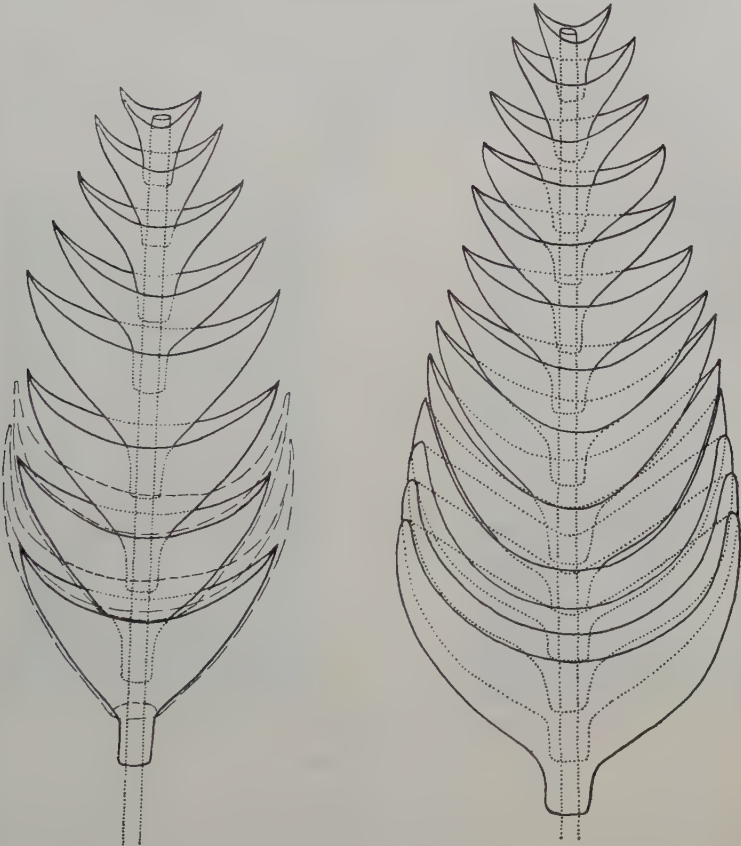


Abb. 46. Schema einer jungen Palette von *B. capensis*. Vergr. 10×. Die gestrichelte Linie gibt den Verlauf der Membran an. Sie ist der Übersichtlichkeit wegen nur bei den zwei untersten Gliedern eingezeichnet. — Abb. 47. Schema einer etwas älteren Palette von *B. capensis*. Vergr. 7×. Die Membranen sind weggelassen.

nicht auf den Nachbar übergreifen. Bereits auf einem Stadium, das nur um wenige Glieder älter ist, ändert sich das Bild (Abb. 48 und 49). Hier beginnen die Membranen der einzelnen Palettenelemente auf der Paletten-Innenseite miteinander zu verwachsen, so daß eine zusammenhängende Schicht entsteht. Die Innenseite der Kalkelemente selbst kommt dieser Verwachsung in gewissem Sinne entgegen, indem sie sich

mehr und mehr abflacht und ebnet und auf diese Weise dem Typus eines einheitlichen zusammenhängenden Kalkblattes immer näher kommt. Anders verhält sich die Palettenoberseite. Hier weisen die Palettenglieder, entsprechend der Form der Wohnröhre, immer noch eine starke Wölbung auf und stehen noch relativ weit voneinander ab. Demzufolge kommt es auch noch nicht zu einer totalen Überkleidung von seiten der Membran. Wohl aber reicht nun die Membran eines Palettengliedes ein Stück über dessen Rand hinaus, biegt sich zur Basis des nächstfolgenden Gliedes um und verschmilzt mit der dortigen Membran (Abb. 49).

Verfolgen wir das Wachstum der Palette weiter und betrachten wir die jüngsten, zuletzt entstehenden Elemente der endgültigen Palette.

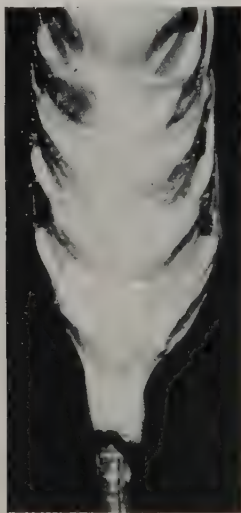


Abb. 48. Basalteil einer jüngeren Palette von *B. capensis*. Vergr. 14X.



Abb. 49. Basalteil einer älteren Palette von *B. capensis*. Vergr. 14X.

Die Einzelglieder sind nun derartig eng ineinandergeschachtelt und die Außenseite, wenn auch halbkreisförmig gewölbt, hat sich einer einheitlich zusammenhängenden Fläche so stark genähert, daß es oftmals schwer hält, die, zwei aufeinanderfolgende Glieder trennende Linie zu entdecken. Diese Ausbildung der Palettenbasis ermöglicht es jetzt den Membranen der Einzelglieder, auch auf der Außenseite vollkommen zu verschmelzen, so daß ein einheitliches Blatt entsteht. Ganz besondere Beachtung verdient das unterste Palettenelement, da es für die definitive Gestalt der adulten Palette bedeutungsvoll wird. Bei ihm ist nämlich die nach unten verlaufende Ausbuchtung des äußeren Palettenrandes dermaßen stark, daß die beiden seitlichen Fortsätze sehr weit nach oben reichen. Die Fortsätze sind fast halb so lang wie die ganze Palette und

bewirken durchaus einheitliche Seitenränder der Basis (Abb. 50). Und noch eine weitere Erscheinung tritt an der Basis der Palette zutage, eine Erscheinung, die im Hinblick auf unsere späteren phylogenetischen Betrachtungen von allergrößter Bedeutung ist. Es ist die Verkalkung der Membranaußenseite.

Bereits bei Paletten früherer Stadien kann man die Beobachtung machen, daß in den Lateralfortsätzen der Membranen kleine Kalkstäbchen auftreten, die zunächst ohne Verbindung mit dem Kalkkörper des eigentlichen Palettenelementes sind, also nicht aus diesem entstanden sein können (Abb. 51). Später verschmelzen die Stäbchen sowohl untereinander als auch mit dem eigentlichen kalkigen Palettenkörper und es kommt zu dem vorhin skizzierten Bild: Ein unterstes, enorm ausgebuchtetes Palettenglied mit zwei langen, starren Seitenfortsätzen, die die glatten, ununterbrochenen Ränder der unteren Hälfte der Palette bilden. Schließlich verkalkt auch noch die Außenseite der basalen zusammenhängenden Membran, teils durch Einlagerung, teils durch Anlagerung von Calciumcarbonat. Dann macht die Basis der Palette den Eindruck, als ob sie aus einem Stück bestünde und läßt von ihrem ursprünglichen, geschichteten Bau nichts mehr erkennen. Abb. 50 stellt die Basis einer adulten Palette von *B. capensis* dar, bei der durch einen besonders günstigen Umstand der sekundäre, durch Verkalkung der Membranaußenseite entstandene Mantel aufgerissen ist, so daß man durch den Spalt hindurch die eigentlichen Einzelelemente wahrnehmen kann. Bemerkenswert ist, daß die Membran der Paletteninnenseite nicht verkalkt. Wenn auch eng gestellt, lassen sich die Glieder doch deutlich erkennen; auch ihre Grenzen sind gut sichtbar. — Abb. 51a stellt zusammenfassend die drei verschiedenaltigen Paletten dar.



Abb. 50. Basalteil einer adulten Palette von *B. capensis*. Vergr. 10 $\times$.

Eine Untersuchung über den Feinbau der Palette von *B. capensis* führte zu dem Ergebnis, daß alle Teile nur aus einer einheitlichen Kalkmasse bestehen, die aus Kalzitpfailern zusammengesetzt ist. Die braune Haut, die wir auf der Oberseite wahrnehmen, wird auch nach innen zu durch konzentrisch angelagerte Häute weiter fortgesetzt. Die einzelnen Kalkpartikelchen kommen also in einem Gerüst von conchiolinartiger Substanz, oder gar in Conchiolin selbst zur Ablagerung.

Die Struktur der Paletten steht in striktem Gegensatz zu der der

Schale und es ist geradezu unerklärlich, wie DUBOIS (1890, zitiert bei LAMY 1926) die Behauptung aufstellen konnte, daß bei Paletten und Kalkröhren dieselben Schichten zu finden seien wie bei der Schale. Schon rein äußerlich betrachtet weisen die Paletten mit ihrer unregelmäßigen, porrigen, rissigen Oberflächenstruktur auf eine amorph-kalkige Zusammensetzung hin und gar die Tatsache, daß man sie durch leichten Druck zwischen den Fingerspitzen zu Pulver zerreiben kann, beweisen ihren völlig abweichenden Feinbau. In der Tat läßt weder ein Längs-, noch ein Querschliff von irgendwelcher Schichtung auch nur Spuren erkennen.

Der Palettenstiel hat im Vergleich mit dem Palettenblatt eine etwas festere Beschaffenheit und

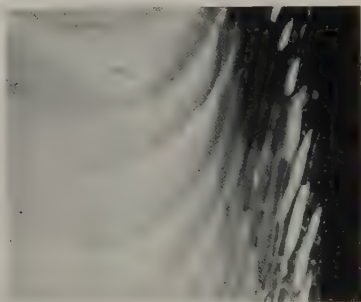


Abb. 51.

Abb. 51. Accessorische Kalkstäbchen in den Seitenfortsätzen der Membran einer älteren Palette von *B. capensis*. Vergr. 14×.



Abb. 51a.

Abb. 51a. Paletten von *B. capensis* dreier aufeinanderfolgender Altersstufen. Vergr. 2 1/2×.

zeigt um einen opaken Kern herum eine halbdurchsichtige Rinde. Bei dem Palettenstiel von *T. navalis* ist die Rinde opak und der Kern hell. Wir werden später noch sehen, daß sich die Paletten auch in der Art ihrer Entstehung prinzipiell von den Schalen unterscheiden und absolut nichts mit ihnen zu tun haben.

b) Die Paletten vom *Teredo*-Typus.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, stellt das Blatt der *Teredo*-Palette ein geschlossenes Kalkgebilde von spatel- oder rudernförmiger Gestalt dar.

Wir wählen zu unserer Betrachtung die Palette von *T. navalis*.

Von der Außenseite betrachtet (Abb. 52) erscheint das Palettenblatt in Form eines massiven gewölbten Kalkkörpers, der an seinem oberen Ende leicht ausgebuchtet ist und zwei Lateralfortsätze trägt. Es ist bis

zu $\frac{2}{3}$ seiner Länge rein kalkiger Natur. Im letzten Drittel wird es von einer Membran umhüllt, die auch über die oberen Ränder und über die Seitenfortsätze hinausreicht.

Die Innenseite der Palette von *T. navalis* zeigt einen weniger einheitlichen Charakter (Abb. 53). Hier läuft unweit des Palettenrandes eine feine Linie vom Lateralfortsatz der einen Seite nach unten, biegt in tiefem Bogen nach der anderen Seite, um dort ebenfalls hart am Rande entlang wieder nach oben, nach dem benachbarten Lateralfortsatz, zu steigen. Bei genauerem Zusehen gewahrt man, daß es sich hier um eine Trennungslinie handelt, die ein, die Innenseite der Palette bildendes Kalkblatt vom übrigen Palettenkörper trennt.



Abb. 52.



Abb. 53.



Abb. 54.

Abb. 52. Außenseite einer Palette von *T. navalis*. Vergr. 14 $\times$. — Abb. 53. Innenseite der gleichen Palette. — Abb. 54. Schliff durch eine Palette von *T. navalis*.

Während also die Palettenaußenseite auf ein durchweg einheitliches, geschlossenes Blatt hindeutet, zeigt die Innenseite Strukturdifferenzen, die zu allerhand Vermutungen Anlaß geben. Wenn man sich das vorhin erwähnte Kalkblatt der Paletteninnenseite wegdenkt, so kommt man zu einem Gebilde, das mit dem untersten Glied der *Bankia*-Palette eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit besitzt. Es drängt sich der Gedanke auf, ob die *Teredo*-Palette in ihrem Inneren nicht etwa einen ähnlichen Bau besitzt wie die *Bankia*-Palette, und in der Tat gibt ein Längsschliff durch das Palettenblatt, parallel zur Innen- oder Außenseite, den gewünschten Aufschluß (Abb. 54).

Die zwischen den oberen Kanten liegende Höhlung reicht tief bis in die Mitte des Palettenkörpers hinein, dann erst beginnt der Stil, an dem eine Reihe von *Lamellen* sitzen. Diese Lamellen stellen meines Erach-

tens nichts weiter dar als die enorm zusammengepreßten und zum Teil verschmolzenen Einzelglieder einer *Bankia*-Palette, die hier so eng stehen, daß praktisch kein Zwischenraum mehr vorhanden ist. Wenn nun schon der innere Feinbau der *Teredo*-Palette auf eine enge Verwandtschaft mit der *Bankia*-Palette schließen läßt, so gewinnen auch alle diejenigen Erscheinungen Bedeutung, die wir bei der Besprechung des Baues und Wachstums der *Bankia*-Palette so ausführlich behandelten.

Da hoben wir z. B. die Bedeutung des untersten Palettengliedes einer adulten Palette als für die endgültige Gestalt des Palettenblattes besonders wichtig hervor und erkannten als eine Eigentümlichkeit die weit nach oben reichenden und die Seiten der unteren Palettenhälfte bildenden Lateralfortsätze. Nun, auch auf dem Längsschliff durch die *Teredo*-Palette sehen wir die Fortsätze des untersten Gliedes weit nach oben reichen und sogar die vollständigen Seiten der Palette bilden. Auf der Innenseite der *Teredo*-Palette ist der obere Rand des untersten Gliedes selbst ohne weitere Vorbereitung und Präparation zu erkennen. Weiterhin sei an die zunehmende Verkalkung der Basalmembran der Außenseite erinnert. Könnte es nicht wohl möglich sein, daß der dicke Kalkbelag der Außenseite der *Teredo*-Palette, der den eigentlichen Aufbau des Palettenblattes so sehr verschleiert, nichts weiter darstellt als der stark verkalkte und nun das ganze Blatt überziehende Mantel des Basalteiles der adulten *Bankia*-Palette?

Schließlich sei noch daran erinnert, daß die letzten Glieder der alten *Bankia*-Palette immer dichter zusammentreten, an Volumen einbüßen und eine so auffällige Verschmelzungstendenz zeigen, daß man sie kaum mehr voneinander abgrenzen kann. In übertriebenem Maße zeigen das alle „Glieder“ der *Teredo*-Palette, ja hier ist die Verschmelzung soweit vorgeschritten, daß nur noch wenige Elemente übrig geblieben sind und selbst diese stehen so dicht, daß man sie nur noch als Lamellen bezeichnen kann, und daß es den Anschein hat, als befänden sie sich auf dem besten Wege zu weiterer Verschmelzung.

Es fragt sich nun noch, woher das einheitliche, geschlossene Kalkblatt der Innenseite kommt.

Es ist kaum anzunehmen, daß auch hier eine Verkalkung der Membran die Hauptrolle spielt; wenigstens spricht die deutlich sichtbare Grenze zwischen dem Kalkblatt und den Rändern des untersten Palettengliedes dagegen. Vermutlich handelt es sich um eine Neubildung; doch soll nicht abgestritten werden, daß der Verkalkung der Membran nichtsdestoweniger eine gewisse Bedeutung zukommen kann.

Alles in allem ist es meines Erachtens in hohem Maße wahrscheinlich, daß der *Teredo*-Typus vom *Bankia*-Typus abzuleiten ist. Die umgekehrte Annahme wäre zweifellos verfehlt.

Wenn man bedenkt, daß die Glieder der *Bankia*-Palette im frühen Jugendstadium weit auseinanderstehen, später dagegen eine auffallende Verschmelzungstendenz zeigen und sich immer dichter ineinanderschachteln, so ist nach der biogenetischen Regel die Annahme berechtigt, daß Konzentration und Verschmelzung die sekundären, späteren Eigenschaften darstellen, mithin die Palette vom *Teredo*-Typus phylogenetisch jünger ist als die Palette vom *Bankia*-Typus.

Die Annahme, daß das umgekehrte der Fall sei, wird auch dann widerlegt, wenn man die Struktur und Festigkeit der beiden Palettenformen einerseits, und ihre biologische Bedeutung im Leben des Schiffsböhrwurmes andererseits ins Auge faßt.

Es wurde bereits früher einmal darauf hingewiesen, daß der Schiffsböhrwurm seine Paletten zum Verschließen der Wohnröhrenöffnung gebraucht, wenn irgendwelche äußeren Störungen auftreten.

Als empfindlichste Störungen dürften in der Hauptsache wohl nur zwei zu verzeichnen sein, nämlich

1. Starke Wasserbewegung,
2. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Wassers.

Sowohl für eine starke Wasserbewegung, als auch für ein rasches Verschließen der Wohnröhrenöffnung, ist eine gewisse Stabilität und Widerstandsfähigkeit der Paletten unbedingt erforderlich. Dies ist nun bei der Palette von *B. capensis* weit weniger der Fall als bei der Palette von *T. navalis*. Gerade die obersten Glieder einer *Bankia*-Palette sind infolge ihrer weiten Abstände und ihrer kleinen Ansatzfläche am Stiel sehr leicht voneinander zu trennen und in der Tat findet man selbst unter reichlichem Material nur wenige Exemplare, deren Palette eine unverletzte Spitze, d. h. sämtliche Glieder besitzen. Wenn man nun bedenkt, daß diese lose ineinandergefügten *äußersten* Glieder der adulten Palette die *ganze* Palette des jugendlichen Tieres darstellen, daß das junge Tier am schutzbedürftigsten ist und den Unbilden der Umwelt am wenigsten widerstehen kann, so ist der Nachteil der gefiederten gegenüber der geschlossenen Palette nicht in Abrede zu stellen.

Was den Einfluß veränderten Wassers betrifft, so muß ich auf die ausgezeichnete Arbeit BLUMS (1922) aufmerksam machen, in der die Wirkung unterschiedlichen Salzgehaltes auf *T. navalis* eine eingehende Untersuchung erfährt.

BLUM kam zu dem Schluß, daß die letale Grenze bei einem Salzgehalt von 5 pro 1000 liegt, daß aber die Tiere ein kurzes vorübergehendes Fallen des Salzgehaltes durch Verschließen der Wohnröhrenöffnung vermittlels der Paletten und Zurückbehalten einer Wassermenge von gerade noch ausreichendem Salzgehalt, zu überdauern vermögen. Er sagt an der diesbezüglichen Stelle:

"Teredos obtain some protection from water of a salinity below the lethal (5 parts per 1000) by stopping the mouth of the burrow with the pallets and thus preventing the entrance of water from the outside. At the same time a supply of saltwater is held within the burrow. It is probably that the salinity of this retained water is gradually diluted by diffusion through the wood and that the organisms are finally killed in this way. If, however, the salinity rises above 5 parts per 1000 before the salinity of the retained water becomes diluted enough to kill the organism, it will be able to obtain a fresh supply of water and survive for a longer period."

Nun ist ohne weiteres klar, daß eine aus einzelnen Gliedern zusammengesetzte Palette bei weitem nicht einen so guten Abschluß gewährt wie eine kompakte. Das Wasser wird bei einem Paar *Bankia*-Paletten, auch wenn deren Innenseiten fest aneinanderliegen und die Außenseiten ebenso fest der Röhrenwandung angepreßt sind, doch durch die, zwischen den einzelnen Gliedern persistierenden Zwischenräume hindurchkommen und eine weit raschere Veränderung des in der Röhre zurückgehaltenen Wassers ermöglichen als dies bei *Teredo* der Fall ist. Nun wissen wir bereits, daß in mittleren Jugendstadien die Membranen der Einzelglieder miteinander verschmelzen und auf diese Weise das Palettenblatt zu einem einheitlichen Gebilde umformen. Wenn auch dieser Bildung vielleicht eine größere funktionelle Bedeutung zukommen mag als es den Anschein hat, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß die jungen Tiere vollkommen getrennte Palettenglieder besitzen.

Was braucht es noch weiterer Beweise?

Die *Bankia*-Palette als die primitivere, ursprüngliche Palette ist der *Teredo*-Palette weit unterlegen.

Dieser Umstand erklärt auch die Tatsache, daß es von den Terediniden, deren Paletten den *Bankia*-Typus aufweisen, weit weniger Spezies und Subgenera gibt als von denjenigen, die eine Palette vom *Teredo*-Typus besitzen. Auch finden sich *Teredo*-Arten überall, in allen Meeren, während die *Bankia*-Arten in ihrem Vorkommen auf relativ wenige Stellen beschränkt sind. Auch die kosmopolitische Verbreitung von *T. navalis* dürfte damit in Zusammenhang stehen. Von *Bankia* ist noch keine kosmopolitische Spezies entdeckt worden. Es ist dies eigentlich eine recht erstaunliche Erscheinung, wenn man sich überlegt, daß den Terediniden früher im Schiffsholz, heute und zu allen Zeiten in Treibholz eine rasche und uneingeschränkte Verbreitungsmöglichkeit gegeben war, die dauernd fortbesteht. Auch hier dürfte die geringe Schutzfähigkeit der *Bankia*-Arten gegenüber den Umwelteinflüssen mit eine entscheidende Rolle gespielt haben und noch spielen.

Somit sprechen also nicht nur morphologische, sondern auch physiologische, systematische und zoogeographische Gründe dafür, daß die Palette vom *Bankia*-Typus die ursprüngliche, die vom *Teredo*-Typus die abgeleitete, neuere ist und dürfte es von diesem Gesichtspunkte aus ange-

bracht erscheinen, eine, wenn auch nur vage und andeutungsweise Skizze der Phylogenie und des Stammbaumes der Tereidiniden auf Grund der Palettenformen zu entwerfen.

Vorerst wollen wir jedoch die Befestigung der Paletten am Hinterende des Tieres sowie ihre Entstehung im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung näher ins Auge fassen.

2. Die Befestigung und Funktion der Paletten.

Zur Untersuchung wurden Exemplare von *B. capensis* herangezogen, da die Größe der mir zur Verfügung stehenden Exemplare sowie die Länge des Palettenstieles ein bedeutend leichteres Erkennen der recht verwickelten Verhältnisse ermöglichte als dies bei *T. navalis* der Fall gewesen wäre.

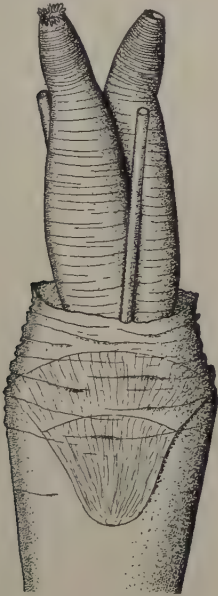


Abb. 55.

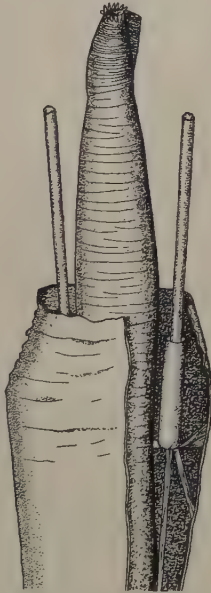


Abb. 56.



Abb. 57.

Abb. 55. Hinterende von *B. capensis*. Die Palettenblätter sind entfernt. Vergr. $2\frac{1}{2}\times$. — Abb. 56. Dasselbe zum Teil aufpräpariert. — Abb. 57. Siphonenbasis von *B. capensis*. Vergr. $2\frac{1}{2}\times$.

Die Siphonen von *B. capensis* sind fast in ihrer ganzen Länge miteinander verwachsen. Nur am äußersten Ende trennen sie sich, um in Gestalt zweier kleiner, nur wenige Millimeter großer Zipfelchen zu divergieren (Abb. 55—57). Wohlgedacht sind diese beiden Endzipfelchen nur in kontrahiertem Zustand so klein. Unter normalen ungestörten Verhältnissen erreicht besonders der Einstromungssiphon eine bedeutende Länge und ragt weit aus der Wohnröhrenöffnung

heraus. Ihre starke Kontraktionsfähigkeit verdanken die Siphonen einer reichlichen Muskelausbildung (Abb. 61). Das Hinterende der Tereidiniden ist überhaupt besonders kontraktile und ganz mit Muskeln durchzogen.

Die Verwachsung der Siphonen ist nicht besonders intensiv. Eine deutlich ausgebildete Verwachsungsrinne läßt sich schon mit bloßem Auge unschwer erkennen. Es ist für unsere anschließenden Untersuchungen über die Entstehung der Paletten im Laufe der ontogenetischen Entwicklung wichtig zu wissen, daß diese Verwachsungsrinne sich bis zur Basis der Siphonen fortsetzt, also bis dahin, wo der Palettenstiel seinen Anfang nimmt (Abb. 57). Etwas weiter rostralwärts beginnt auch der hintere Mantelteil, der das Siphonenpaar kragenförmig umfaßt und zwischen sich und den Siphonen einen Hohlraum frei läßt, mit der Basis der Siphonen zu verwachsen. Eigentlich ist es nicht ganz korrekt, diese Stelle noch als Siphonenbasis anzusprechen, denn die Siphonen gehen hier bereits unmerklich in den eigentlichen Körper über.

Das untere Ende des Palettenstiels ist mit einem Gewebemantel umhüllt, in dem es wie in einer Scheide steckt. Diese Palettenstielscheide ist in ihrer rostralen Hälfte sowohl mit den Siphonen, als auch mit dem kragenbildenden Teile des Mantels verwachsen. In der Abb. 56 ist diese Verwachsung nicht zum Ausdruck gebracht, um die Palettenstielscheide deutlicher in Erscheinung treten zu lassen. Im übrigen ist die Stielscheide frei.

Die auf Abb. 56 sichtbaren Muskeln inserieren nicht etwa am Palettenstiele selbst, sondern an der Basis der Palettenstielscheide.

Von den drei Muskeln bzw. Muskelgruppen gehen zwei sehr kleine direkt an den inneren Mantelrand heran und befestigen sich hier etwa in halber Höhe der Palettenstielscheide. Der zweite Muskel, der unterhalb der Palettenstielscheide am inneren Mantelrande inseriert, ist schlank und ein wenig länger. Der dritte Muskel endlich ist halb so lang wie das ganze Tier, zieht durch einen langgestreckten Hohlraum durch den Körper hindurch, um sich schließlich im Mantel zu zerfasern.

Wie wirken nun die Palettenmuskeln und welcher Effekt wird durch ihre Wirkungsweise erzielt?

Auf eine Kontraktion der Muskeln 2 und 3 erfolgt ein Zurückziehen der Palette. Die Palettenblätter stecken dann mit ihrer Basis in dem kragenförmigen Teil des Mantels. Da die Wohnröhre sich nach außen zu verjüngt, die Öffnung also den kleinsten Querschnitt zeigt, so finden die eingezogenen Paletten im Inneren des hintersten Röhrenabschnittes genug Platz. Ja, noch mehr. Sie gestatten in dieser Lage auch den Weichteilen sich auszudehnen. Deshalb finden wir unter normalen Verhältnissen, also bei herausragenden Siphonen, die Paletten verhältnismäßig tief in der Wohnröhrenöffnung drin.

Nun ist klar, daß die Tiere den größten Teil ihres Lebens mit eingezogenen Siphonen verbringen, da eine Störung doch wohl meist nur von kurzer Dauer sein und in fast allen Fällen rasch vorüber gehen wird. Dieser Umstand wird, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, für die Entstehung der Paletten von Bedeutung. Treten aber nun irgendwelche Störungen auf, so daß die Wohnröhrenöffnung verschlossen werden muß, dann erschlaffen die Muskeln 2 und 3, die kaudalen Körper- und Siphonemuskeln kontrahieren sich und lassen das ganze Hinterende des Tieres in der Wohnröhre verschwinden. Es kontrahieren sich aber auch die bislang unbeachtet gebliebenen Muskeln der Gruppe 1, die eine Bewegung der Paletten nach der Wohnröhrenöffnung hin zu Folge haben. Mit anderen Worten: die Wohnröhrenöffnung wird verschlossen.

Die Wohnröhre aller Schiffsbohrwürmer verjüngt sich nach außen zu, um an der Öffnung selbst ihren kleinsten Durchmesser zu erreichen. Die Wohnröhrenöffnung ist so eng, daß die Paletten nicht hindurchschlüpfen, sondern zurückgehalten und aneinandergepreßt werden, was einem Verschluß der Öffnung gleichkommt.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, gewinnen eine Reihe von Baueigentümlichkeiten der Paletten ihre funktionelle Bedeutung.

Erinnern wir uns, daß die Innenseite der *Teredo*- und *Bankia*-Palette flach, die Außenseite dagegen gewölbt ist. Die Innenseite der *Bankia*-Palette fanden wir nicht ganz so eben und glaubten darin ein primitiveres Merkmal zu erblicken. Nun, wenn die Paletten nach außen, nach der Wohnröhrenöffnung zu geschoben werden, so paßt sich die konkave Palettenaußenseite der konkaven Innenseite der Wohnröhre an, während sich die Paletteninnenseiten eng aufeinanderlegen. Daß die Innenseiten der *Bankia*-Paletten infolge ihrer in der Mittellinie vorspringenden Wölbung sich nicht so lückenlos aneinanderlegen, versteht sich von selbst und bildet eine neuerliche Stütze für unsere Behauptung von der Überlegenheit der *Teredo*-Palette. Bei letzterer wird durch jenes Aneinanderpressen der Innenseiten ein Abschluß von hoher Vollkommenheit erreicht.

Auch die distalen Endspitzen, die sich an den Blättern der meisten Palettenformen finden, stehen mit dem Verschlußmechanismus in engstem Zusammenhang.

Die Untersuchungen MILLERS über die Variabilität der Paletten, auf die wir späterhin noch zurückkommen werden, haben gezeigt, daß die Länge und Breite des Palettenblattes erheblichem Wechsel unterworfen ist. Es ist leicht denkbar, daß kleine *Teredo*-Paletten bei der Kontraktion der Muskeln durch die Öffnung hindurchschlüpfen und einen Verschluß verhindern. Hier tritt nun die Bedeutung der distalen, ein wenig nach außen gebogenen Fortsätze zutage: sie wirken als Widerhaken.

Auch sei in diesem Zusammenhang nochmals auf unsere, wiederholt ausgesprochene Behauptung hingewiesen, der zufolge die *Bankia*-Paletten einen unvorteilhafteren Bau aufweisen als die *Teredo*-Paletten.

Wenn damals gesagt wurde, daß die Paletten vom *Bankia*-Typus durch äußere Einflüsse (Wellenschlag, Veränderung der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers) leichter verletzbar seien als die *Teredo*-Paletten, so ist diese Behauptung noch dadurch zu ergänzen und auf eine höhere Stufe der Wahrscheinlichkeit zu erheben, daß durch das Einziehen und Ausstrecken der Paletten, also durch das Hin- und Hergleiten in der Wohnröhre, wobei sich die Außenseite der Einzelglieder der *Bankia*-Palette an der Röhrenwandung reibt, ein weiterer, die Verletzung der Paletten bewirkender Umstand erblickt werden kann.

3. Die Entstehung der Paletten sowie die Anatomie und Histologie des kaudalen Körperabschnittes.

Beide Teile der *Bankia*-Palette, der Stiel und die Einzelelemente werden von verschiedenen Körperpartien abgeschieden.

Der Stiel entsteht zweifellos in jener oben erwähnten Palettenstielscheide, die einerseits den Palettenmuskeln zur Insertion dient, andererseits den Stiel fest umschließt. Querschnitte, die man durch die verschiedensten Regionen des Hinterendes eines ausgewachsenen Exemplares von *B. capensis* legt, lassen erkennen, daß der Durchmesser des Hohlraumes, der dem Palettenstiel Platz gewährt, immer der gleiche bleibt. Daraus geht hervor, daß die Abscheidung der den Stiel bildenden Conchiolin- und Calzitmasse in der Hauptsache am untersten Ende des Blindsackes, wie ihn die Palettenstielscheide ja darstellt, erfolgt. Durch kontinuierliche Ausscheidung der festen Substanz wird das schon bestehende Stück nach oben geschoben, mit anderen Worten: das Wachstum des Palettenstieles schreitet fort.

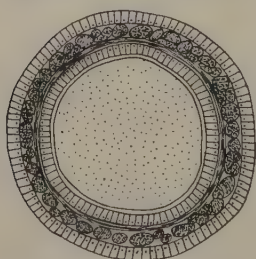


Abb. 58. Querschnitt durch die Palettenstielscheide von *B. capensis*. Vergr. 25×.

Die Stielscheide stellt sich auf dem Querschnitt als ein dickwandiger Ring dar (Abb. 58), dessen Außen- und Innenseite je von einem einschichtigen Epithel gebildet wird. Die Zellen der Epithelien sind lang und pallisadenförmig und besitzen einen endständigen Kern. Die zwischen den beiden Epithelien gelegene Gewebemasse ist ganz mit Längsmuskeln angefüllt, die bei der Kontraktion und Dilatation des Hinterendes, sowie bei der Bewegung der Paletten eine Rolle spielen. Um die Zellschicht der Innenwandung der Stielscheide legt sich eine Ringmuskulatur, deren Kontraktion ein festes Umschließen des Palettenstieles bewirkt. Es ist dies die einzige Form der Befestigung des Palettenstieles

der sonst weder durch Muskeln noch durch andere Körperderivate festgehalten wird.

Eine Erschlaffung der Muskulatur, wie sie vermutlich dann eintritt, wenn sich das Tier ungestört in Ruhe befindet, ermöglicht eine Kalkabscheidung und ein Weiterrücken des bereits bestehenden Stielstückes, mit anderen Worten: ein Wachstum.

Somit hätte die Entstehung des Palettenstieles ihre Erklärung erfahren und es fragt sich nun, wie die einzelnen Glieder des Palettenblattes zur Abscheidung gelangen, und welches der Ort ist, an dem ihre eigentliche Entstehung erfolgt.

Hierzu ist zunächst erforderlich, daß wir uns die Form der einzelnen Palettenelemente ins Gedächtnis zurückrufen bzw. unsere schon vorhandenen Kenntnisse durch eine eingehendere Betrachtung erweitern.

Wir haben das Palettenglied von *B. capensis* früher einmal mit einem flachen, seitlich zusammengedrückten Schüsselchen verglichen, dessen Außenseite konvex, dessen Innenseite jedoch plan ist. Ein Quer-

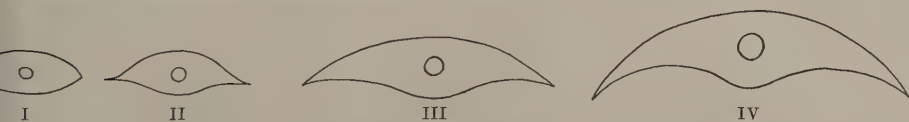


Abb. 59. Querschnitte durch verschieden alte Palettenglieder von *B. capensis*. Vergr. 8×.

schliff zeigt weitere Formeigentümlichkeiten eines Einzelgliedes (Abb. 59). Die Innenseite stellt sich nicht als eine absolut plane Fläche dar, sondern sie weist in der Mitte einen kleinen Vorsprung auf, der zusammen mit den Vorsprüngen der übrigen Palettenglieder jenen Mittelkiel bildet, der bei einem Verschuß der Wohnröhre ein absolut dichtes Aufeinanderpassen der Paletteninnenseiten unmöglich macht und den wir deshalb als ein primitiveres ursprünglicheres Merkmal ansahen. Interessant ist ein Blick auf die verschiedenen auf Abb. 59 zur Darstellung gebrachten Querschnitte. Es ist ohne weiteres zu erkennen, daß das kleinste, also jüngste Glied der Reihe den stärksten Innenseitenvorsprung aufweist, der mit zunehmendem Alter, d. h. mit zunehmender Größe des Gesamtgliedes immer kleiner und unauffälliger wird, aber niemals ganz verschwindet.

Die Abbildungen zeigen aufs deutlichste, daß die Entwicklung in einer Richtung drängt, die bei *Teredo* mit der absolut planen Paletteninnenseite ihren Endpunkt erreicht hat.

Die innere Aushöhlung des einzelnen Palettengliedes von *B. capensis* verengt sich nach unten zu immer mehr, schließt sich aber nie eng an den Palettenstiel an. Die Verbindung mit dem Palettenstiel kommt erst an der Mündung des Trichterchens zustande, wo sich eine dünne

Kalklamelle zwischen Trichtermündung und Stiel ausspannt (Abb. 60). Die Lamelle ist oft so dünn, daß sie schon bei geringem Zug reißt, so daß man das Palettenglied, ohne es zu verletzen, auf dem Stiel hin- und herschieben, ja sogar ganz herunternehmen kann.

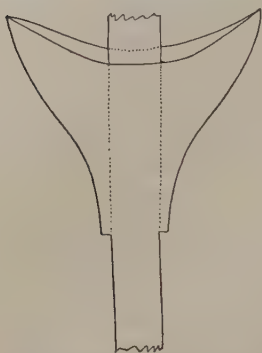


Abb. 60. Schema der Verbindung eines Palettengliedes mit dem Stiel. *B. capensis*.

Es ist dies mit eine der Ursachen der leichten Zerstörbarkeit der *Bankia*-Palette, die wir vorhin ebenfalls als ein primitives Merkmal ansprachen. Wohlgemerkt handelt es sich hier um die ursprünglichste und eigentliche Verbindung zwischen Stiel und Einzelglied, wie man sie unverändert nur bei jungen Palettengliedern findet. Später, wenn die Einzelelemente dichter zusammentreten, bilden sich zwischen den Gliedern Kalkkonkretionen, die eine bessere Befestigung gewährleisten. Hervorragend ist die Verbindung jedoch auf keinen Fall; es ist immer noch ein leichtes, die Glieder zu trennen.

Nur die Basis der Palette läßt sich, dank der allzu engen Stellung ihrer Einzelglieder sowie ihrer verkalkten Außenmembran wegen, nicht mehr in ihre Einzelelemente zerlegen.

Betrachtet man das Hinterende von *B. capensis* (Abb. 55), so gewahrt man kurz unterhalb des kaudalen, den Rand des Kragens bildenden Mantelrandes eine dreieckige, reliefartige Erhöhung, die



Abb. 61. Querschnitt durch das Hinterende von *B. capensis* in der Region der Palettenbildungstasche. Vergr. 7×.

als der ' eigentliche Bildungsherd der einzelnen Elemente des Palettenblattes anzusprechen ist. Auf einem Querschnitt durch diese Region, wie ihn Abb. 61 darstellt, zeigt sich, daß der innere Mantelrand einerseits, der Außenrand des Siphonenpaares andererseits, den Kontur des Palettenquerschnittes treu wiederholt. Der Palettenstiel mitsamt seiner Scheide läuft durch die Mitte. Die Zellen der genannten Partien, ebenso wie die Zellen des äußeren Randes der Palettenstielscheide, zeigen alle

jenen länglich prismatischen Bau wie die Zellen der Innenseite der Palettenstielscheide. Alles in allem stellen die, zu beiden Seiten des Siphonenpaares sichtbaren Hohlräume nichts anderes dar als die Formen, in die Mantelinnenrand, Siphonenaußenrand und die Außenseite der Palettenstielscheide Conchiolin und Kalk abscheiden, der sich zu einem

Palettenblatte formt. Daß der Außenrand der Palettenstielscheide die Trichtermündung des einzelnen Palettengliedes abscheidet, wird auch durch die Tatsache belegt, daß die Trichtermündung einen größeren Durchmesser hat als der Palettenstiel und diesem nur lose aufsitzt (Abb. 60).

Nach all dem haben wir uns die Bildung eines Palettengliedes folgendermaßen vorzustellen:

Das Tier befindet sich ungestört. Die Paletten sind eingezogen, so daß die Basis des Palettenblattes jene Tasche, in der das neue Glied gebildet wird, an ihrem oberen Rande abschließt. Die Palettenstielscheide bekleidet fast den ganzen Stiel und läßt zwischen ihrem kaudalen Ende und

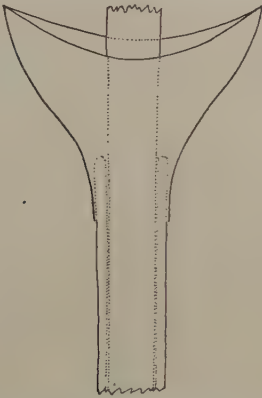


Abb. 62. Lage der Palettenstielscheide während der Abscheidung eines Palettengliedes von *B. capensis*.

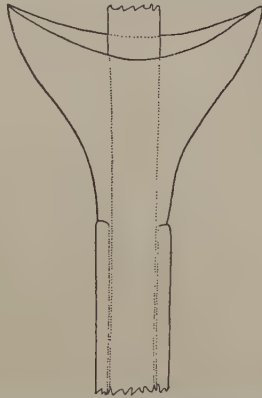


Abb. 63. Lage der Palettenstielscheide während der Abscheidung der Verbindungslamelle zwischen Palettenglied und Stiel von *B. capensis*.

dem rostralen Rande des untersten Palettengliedes einen Raum von ungefähr halber Länge des nächstfolgenden, jetzt zu bildenden Palettengliedes frei. Die Wände dieses Raumes werden von dem sezernierenden Teil der Mantelinnenseite und der Siphonenaußenseite gebildet. Diese Teile scheiden nun zusammen mit der Außenseite der Palettenstielscheide Conchiolin- und Kalkteilchen ab, die sich zu einem neuen Palettenglied zusammenfügen. Abb. 62 zeigt ein Schema eines soeben gebildeten Palettengliedes, bei dem sich die Palettenstielscheide noch zwischen dem unteren trichterförmigen Abschnitt des Palettengliedes und dem Palettenstiel befindet. Die Verfestigung des Palettengliedes mit dem Stiel geschieht zweifellos auf die Weise, daß die Palettenstielscheide sich bis zur Trichtermündung zurückzieht und nun an ihrem kaudalen Rande, also da, wo die Außenseite der Scheide in die Innenseite übergeht, jene dünne Kalklamelle abscheidet, die sich zwischen Stiel und Trichtermündung ausspannt und mit beiden verschmilzt (Abb. 63).

Nachdem wir uns über die Entstehung eines Palettengliedes klar geworden sind, können wir auf einige Erscheinungen zurückkommen, deren ausführlichere Besprechung wir vorhin für nötig erachteten und deren Bedeutung uns nun restlos aufgeht.

Wir wiesen unter anderem darauf hin, daß die Siphonen von *B. capensis* fast in ihrer ganzen Länge miteinander verwachsen sind, daß jedoch eine deutlich sichtbare Verwachsungsrinne bis an die Basis der Siphonen erhalten bleibt. Wir erinnern uns ferner der Querschnitte durch die einzelnen Palettenglieder, die eine Ausbuchtung der Innenseite zeigten. Nun, diese Ausbuchtungen passen genau in die Verwachsungsrinne der Siphonen hinein, deren Außenseite ja die Innenseite des Palettenblattes abscheidet. Auch die zunehmende Verkleinerung der Ausbuchtung bei älteren Palettengliedern findet in der Ausbildung der Verwachsungsrinne ihr Negativ. Während die Verwachsungsrinne an ihrem äußersten kaudalen Ende, nahe der nun endlich sich trennenden Siphonen, recht tief eingeschnitten ist, wird sie nach der Basis zu immer flacher.

Rein theoretisch betrachtet, besteht die Möglichkeit, daß während der Bildung eines Palettenelementes auch der Palettenstiel eine Vergrößerung erfährt, doch scheint der Umstand, daß beim Wachstum des Stieles das in Bildung begriffene Palettenglied verschoben werden kann, sowie der regelmäßige Abstand der einzelnen Palettenglieder untereinander dafür zu sprechen, daß Blatt- und Stielwachstum miteinander abwechseln. Es werden also nach Fertigstellung eines Gliedes die hierfür in Betracht kommenden Gewebeteile ihre Tätigkeit vorübergehend einstellen, dagegen werden nun die inneren Teile des Stielmantels mit einer neuerlichen Sezernierung beginnen und den Stiel wachsen lassen, um für die Bildung des nächsten Palettengliedes Platz zu machen.

Man findet hin und wieder Paletten, deren regelmäßiger Aufbau dadurch gestört ist, daß der Abstand zwischen zwei Gliedern verhältnismäßig groß ist, während alle übrigen Glieder einen regelmäßigen, d. h. nach der Basis zu immer kleiner werdenden Abstand zeigen. Diese Unregelmäßigkeit mag in einer Störung der Abscheidungsmechanismen begründet sein. Es ist wohl denkbar, daß die Tätigkeit der Innenseite der Palettenstielscheide vorübergehend einmal von größerer Stärke und längerer Dauer ist, woraus ein größeres Stielstück resultiert. Umgekehrt läßt sich auch vorstellen, daß Mantelinnenrand, Siphonenaußenrand und Außenrand der Palettenstielscheide aus irgendwelchen äußeren oder innerphysiologischen Gründen einmal ihre Tätigkeit einstellen. In beiden Fällen wäre ein unverhältnismäßig großer Abstand zwischen zwei Palettengliedern die Folge. Auch muß in diesem Zusammenhange an die Tatsache erinnert werden, daß die Terediniden bei irgendwelchen Umweltstörungen mit ihren Paletten die Wohnröhrenöffnung verschließen.

Hierzu müssen die Paletten aber nach der Wohnröhrenöffnung zu geschoben werden, wobei die Basis des Palettenblattes außerhalb des Bereiches der sezernierenden Zone gelangt. Der Stiel dagegen bleibt nach wie vor in der Palettenstielscheide und hat die Möglichkeit weiter zu wachsen, während die Abscheidung eines neuen Palettengliedes meiner Vermutung nach durch einen Reiz ausgelöst wird, der dadurch hervorgerufen wird, daß der rostrale Rand des untersten Palettengliedes die oberen Ränder der Bildungstasche berührt.

Mit zunehmendem Alter der Tiere werden auch die für die Entstehung der einzelnen Palettenteile verantwortlichen Organe größer, wodurch das kontinuierliche Größerwerden der Palettenglieder, sowie die zunehmende Verdickung des Stieles eine Erklärung findet.

Beim ausgewachsenen Tiere vermögen auch die über der eigentlichen Bildungstasche der Einzelemente nach dem Hinterende zu gelegenen Partien des inneren Kragenteiles Kalk abzuscheiden, wodurch jene Kalkschicht gebildet wird, die man an der Basis alter Paletten von *B. capensis* wahrnimmt und die wir schon früher als ein den Übergang zu *Nausitora* charakterisierendes Merkmal erkannten. Bei *Nausitora* wird diese Fähigkeit gesteigert, um bei *Teredo* auf den Höhepunkt zu gelangen, stellt doch bei letztgenannter Gattung jener Kalkmantel die ganze Außenseite der Palette dar, während er bei *B. capensis* sozusagen nur als Nebenerscheinung auftritt, als Andeutung eines späterhin bedeutenden Palettenteiles.

Die Tatsache, daß die untersten Palettenglieder einer adulten Palette von *B. capensis* gleich groß sind und der letzte Abschnitt des Palettenstieles eine gleichbleibende Dicke zeigt, beweisen, daß mit dem Aufhören des individuellen Wachstums des Teredinidenkörpers das Wachstum der Paletten keineswegs seinen Abschluß erreicht. Dies ist ein bedeutender Unterschied gegenüber dem Schalenwachstum. Der Zuwachs an schneidenden Kanten setzt immer ein Wachstum des Mantelrandes, also ein Gesamtwachstum des Körpers voraus. Es ist deshalb leicht möglich, daß die Bildung der Paletten noch weitergeht, wenn die Entwicklung der Schale schon längst beendet ist. Dieser Umstand müßte vor allen Dingen bei einem Vergleich der Palettenglieder mit der Anzahl der schneidenden Kanten der Schale, wie er vorhin einmal als eine noch auszuführende Untersuchung erwähnt wurde, berücksichtigt werden. In dieser Hinsicht erfordert noch eine weitere Erscheinung die Aufmerksamkeit des Forschers.

Es wurde ja soeben darauf hingewiesen, daß ein ungestörtes Wachstum der Paletten nur dann möglich ist, wenn sie sich in eingezogenem Zustand befinden, wenn die Basis des Palettenblattes die oberen Ränder der Bildungstasche berührt. In ausgestrecktem Zustand kann höchstens eine Verlängerung des Stieles stattfinden, doch ist anzunehmen, daß die

Innenseite der Palettenstielscheide zu dieser Zeit auch ihre sezernierende Tätigkeit einstellt; wenigstens spricht der regelmäßige Bau der überwiegenden Mehrzahl der Paletten dafür. Nun ist es aber keinesfalls ausgeschlossen, daß während dieser Zeit das Schalenwachstum fort-schreitet.

Jedenfalls zeigt es sich, daß nicht nur im Aufbau des Kalkkörpers (Schichtsysteme der Schale, ungeschichteter Bau der Palette), sondern auch in der Abscheidung des Materials und der Bildung des betreffenden Kalkkörpers zwischen den *Schalen* und *Paletten* prinzipielle Unterschiede bestehen.

Es ist nicht anzunehmen, daß die Bildung der Paletten bei den übrigen Terediniden wesentlich anders verläuft wie hier dargestellt. Einzelheiten hierüber behalte ich mir für spätere Untersuchungen vor. Soviel dürfte aber bereits jetzt schon zu sagen sein, nämlich, daß jede besondere Palettenform ihr anatomisch-morphologisches Analogon im Hinterende des betreffenden Tieres aufweist. So möge z. B. noch erwähnt werden, daß der Bildungsherd des Palettenblattes von *T. navalis* schon rein äußerlich eine von *B. capensis* abweichende und der Palette von *Teredo* ähnliche Form aufweist. Während sich bei *B. capensis* die Bildungstasche in Form eines dreieckigen Reliefs auf der Außenseite des Hinterendes durchzeichnet, zeigt die gleiche Bildung bei *T. navalis* die Gestalt eines länglichen Viereckes. Die Stielscheide der letztgenannten Art ist der Länge des Stiels entsprechend so klein, daß sie lange Zeit übersehen wurde, und ihr „Fehlen“ als Unterscheidungsmerkmal gegenüber dem Genus *Bankia* angegeben wurde. Im Gegensatz zu *B. capensis* sind die Siphonen von *T. navalis* an ihrer Basis soweit miteinander verwachsen, daß überhaupt keine Verwachsungsrinne mehr erkennbar ist. Da die Außenseite des Siphonenpaares jedoch für die Abscheidung der Paletteninnenseite in Betracht kommt, so erklärt sich auch, warum diese bei *T. navalis* absolut eben ist und mit der Innenseite der Nachbarpalette so vorzüglich zusammenpaßt.

4. Variabilität und Wachstum der Paletten in ihrer Bedeutung für die engere Systematik.

Wir haben bei der Betrachtung der Schale gesehen, daß trotz der vielen Punkte, die sie einer exakten Messung darbietet, der systematische Wert mehr als gering ist. Es fragt sich nun, wie sich die Paletten in dieser Beziehung verhalten.

Wenn man sich den relativ einfachen Bau der Paletten vor Augen hält, so wird man sich ohne weiteres der Vermutung hingeben, daß sie zu Zwecken der Systematik noch weit weniger geeignet seien als die Schalen. Andererseits haben wir wieder derartig prinzipielle Bauunterschiede zwischen den Palettenformen gefunden, daß es z. B. ohne weiteres möglich war, die Gattungen *Bankia* und *Teredo* zu trennen, was allein auf Grund der Schalenmerkmale nicht vorgenommen werden konnte. In dem letzten Kapitel der vorliegenden Arbeit, das die Stammes-

geschichte der Terediniden behandelt, werden wir im Laufe der Untersuchung herausfinden, daß die Paletten nicht nur gute Gattungs-, sondern unter Umständen auch konstante Untergattungsmerkmale abgeben, somit ihre systematische Wertigkeit eine bedeutend größere ist als die der Schale. Um Wiederholungen zu vermeiden, muß hier auf dieses Kapitel verwiesen werden. Wir wollen uns also vorerst mit der vorweggenommenen Tatsache zufriedengeben, daß die Paletten brauchbare Gattungs- und Untergattungsmerkmale liefern, und uns jetzt nur mit der Frage beschäftigen, inwieweit die Paletten zur Aufstellung der engeren Systematik, also zur Unterscheidung von Arten und Unterarten herangezogen werden können.

Daß hierbei, wie bei den Schalen, eine eingehende Berücksichtigung der Wachstums- und Variabilitätsverhältnisse erforderlich ist, versteht sich von selbst.

Beginnen wir mit den *Bankia*-Paletten. Daß bei diesen Paletten die Anzahl der Einzelelemente ebenso wenig zur systematischen Charakterisierung herangezogen werden darf wie bei den Schalen die schneidenden Kanten, bedarf keiner besonderen Erwähnung mehr. Auch die Abstände zwischen den einzelnen Gliedern eines Blattes dürften nur mit allergrößter Vorsicht Verwendung finden; auf jeden Fall sind dann nur die an der Palettenspitze befindlichen Glieder untereinander zu vergleichen. Auch fragt es sich, ob die Veränderlichkeit der Abstände nicht nur durch das individuelle Wachstum, sondern auch durch äußere Einflüsse bedingt ist. Wir haben ja gesehen, daß Wachstumsstörungen auffälliger Natur vorkommen. Es ist denkbar, daß Störungen weniger auffälliger Art häufiger vorkommen und bei den einzelnen Exemplaren unterschiedliche Abstände auftreten lassen, die bei oberflächlicher Betrachtung wohl nicht weiter auffallen, bei einer exakten, für systematische Zwecke ausgeführten Untersuchung aber zutage treten. Wäre letzteres der Fall, dann müßte unter allen Umständen auf einen Vergleich verzichtet werden.

Die Dicke von Palettenstiel und Palettenblatt ist auch bei gleichaltrigen, d. h. aus gleichviel Gliedern bestehenden Paletten variabel.

Ein weiteres untersuchenswertes Merkmal ist in den Seitenfortsätzen gegeben. Wir werden im nächsten Kapitel sehen, daß nicht alle *Bankia*-Arten derartig lange Seitenfortsätze aufweisen, wie wir sie bei *B. capensis* gefunden haben. Manche Formen haben nur mittelgroße, andere zeigen nur Andeutungen oder gar überhaupt keine Seitenfortsätze. Hier liegen also greifbare Unterschiede vor, die von BARTSCH bereits systematische Verwendung gefunden haben, indem er sie zur Aufstellung von Untergattungen heranzog. Somit kommen diese Merkmale zur Aufstellung von Arten schon nicht mehr in Betracht, und es bleibt uns nur noch übrig hinzuzufügen, daß man auch bei Berücksichtigung der soeben genannten Merkmale mit einer gewissen Vorsicht verfahren muß. Wenn wir an das Wachstum der *Bankia*-Palette denken, so fällt uns ein, daß die jungen Palettenglieder nur sehr kleine Seitenfortsätze aufweisen, die dann mit zunehmendem Alter der Glieder größer werden. Man wird also bei einer jungen, nur aus wenigen Gliedern bestehenden Palette mit der Beurteilung recht vorsichtig sein müssen.

CALMAN (1920) macht in seinen „Notes on wood-boring animals“ auf einen recht bemerkenswerten Artunterschied aufmerksam. Er beschreibt in der genannten Abhandlung eine *Xylotria australis* und eine *Xylotria capensis*. Letztere ist mit unserer *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN identisch. Während sich nun die Schalen beider Formen nicht wesentlich unterscheiden, trifft das für die Paletten zu. Die Ränder der Einzelelemente der Palette von *Xylotria australis* sind gezähnt, die von *Xylotria capensis* sind glatt.

Es wäre nun zu untersuchen, ob die beiden, in diesem Falle unterscheidenden Merkmale artspezifisch sind, oder ob sie noch bei anderen *Bankia*-Arten gefunden werden. Allein, die Schwierigkeiten gute und brauchbare Beschreibungen und Abbildungen zu finden ist so groß, daß man von einem solchen Unternehmen notgedrungenerweise Abstand nehmen muß. Denn was die Beschreibung und Abbildungen gerade der *Bankia*-Arten betrifft (schon die *Teredo*-Arten haben meist eine nicht gerade meisterhafte Bearbeitung erfahren!) so gilt leider heute noch, was CALMAN vor nun bald 10 Jahren niederschrieb: "Many of the spezies referred to this genus (gemeint ist das Genus *Bankia*. Verf.) have been only imperfectly described, and still more imperfectly figured."

CALMAN hält es sogar für möglich, daß die beiden von ihm beschriebenen Species (*Xylotria australis* und *Xylotria capensis*) bereits beschrieben sind, obwohl sie mit keiner der beschriebenen Arten restlos übereinstimmen.

In diesem Zusammenhange möchte ich auch auf unsere *Bankia*-Exemplare zurückkommen, von denen es nicht absolut sicher ist, daß sie zu *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN gehören, also mit der von CALMAN erstmalig beschriebenen *Xylotria capensis* vollkommen übereinstimmen.

Wohl gleichen die Paletten unserer Exemplare den bei CALMAN abgebildeten aufs Haar, doch zeigen die Schalen unserer Tiere in der Mehrzahl ein weit größeres Aurikel als das an den von CALMAN abgebildeten Stücken. Dagegen bildet BARTSCH (1922) die Schale von *Bankia* (*Bankia*) *setacea* TRYON ab, die in ihrer Form mit der unsrigen weit besser übereinzustimmen scheint als mit der CALMANschen Abbildung. Die Palette ist dieselbe. Allerdings hat BARTSCH versäumt, die Ränder der Einzelglieder vergrößert darzustellen oder wenigstens zu betrachten und zu beschreiben. Dann erst könnte man feststellen, ob eine vollkommene Übereinstimmung besteht, oder ob doch noch ein feiner Unterschied vorliegt.

Bankia (*Bankia*) *setacea* TRYON kommt von Unalaska bis nach San Franzisko vor, CALMANS *Xylotria capensis* stammt von Simonstown, unsere *Bankia*-Exemplare aus der Lüderitzbucht, dem südlichen Teil des Robertshafens.

Unter Berücksichtigung der großen Variabilität des Aurikels habe ich das Vorkommen für ausschlaggebend gehalten und die mir vorliegenden Exemplare als *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN betrachtet. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß die TRYONsche und die CALMANSche Spezies sich auf ein und dasselbe Tier beziehen. Dann müßte *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN als Synonym unter *Bankia* (*Bankia*) *setacea* TRYON fallen.

Wenden wir uns wieder unserer Palettenfrage zu. Bezüglich der *Bankia*-palette haben wir ja nun festgestellt, daß sie unter Umständen Merkmale besitzen kann, die zur Unterscheidung zweier Arten herangezogen werden können. Ob diese Merkmale jedoch auch noch anderweitig vorkommen, oder ob sie nur auf die beiden untersuchten Arten beschränkt sind, müssen wir dahingestellt sein lassen.

Die Abstände zwischen den einzelnen Palettengliedern sind nur mit großer Einschränkung und ebenso großer Vorsicht bei der Diagnose oder Beschreibung einer Art zu verwenden.

Es wäre wünschenswert, wenn auch an den Paletten vom *Bankia*-Typus Variabilitätsstudien angestellt würden. Studien, zu denen das mir vorliegende Material leider nicht zahlreich genug war.

Es war schon einmal die Rede davon, daß MILLER (1922) an *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ von San Franzisko Untersuchungen über die Variabilität der Palette anstellte. Diese Studien gipfelten im wesentlichen darin, daß die Variabilität bei weitem nicht so groß ist wie die der Schale, daß aber nichtsdestoweniger alle feineren Merkmale der Struktur und des äußeren Baues dem Wechsel unterworfen

sind. Die MILLERSchen Abbildungen lassen ohne Schwierigkeit erkennen, daß die Grundform der Palette immer erhalten bleibt, wenn man von einer einzigen Ausnahme absieht, deren veränderte Gestalt aber auf rein äußere mechanische Einflüsse zurückzuführen ist. Recht variabel ist die Länge des Stieles, auch das Palettenblatt erscheint bald schlank mit schöngeschwungenen Rändern, bald plump, unsymmetrisch mit übermäßig verdicktem Kalkmantel, aber die eigentliche Form bleibt erhalten.

Nichtsdestoweniger zeigen die MILLERSchen Untersuchungen, daß man gar zu feine Einzelheiten der Paletten zu systematischen Zwecken nicht gebrauchen kann, und in der Tat hat MILLER infolge seiner eingehenden Variabilitätsstudien eine Reihe von neuen Arten, die BARTSCH auf Grund minutiöser Palettenunterschiede aufstellen zu müssen glaubte, wieder zu *T. navalis* gestellt.

So geringfügiger Natur die Variabilität der Paletten auch ist, so tritt sie doch ungewöhnlich häufig in Erscheinung und läßt sich schon an wenigen Stücken deutlich beobachten.

So standen mir zum Beispiel recht wenige Paletten von *T. navalis* zur Verfügung, deren Erhaltungszustand es erlaubte, sie in den Kreis der Untersuchungen über systematische Wertigkeit und Variabilität miteinzubeziehen. Trotzdem konnten an diesen wenigen Formen deutliche Variabilitäterscheinungen wahrgenommen werden,

Die in den Abb. 64—67 dargestellten Paletten mögen als eine kleine Ergänzung zu der MILLERSchen Arbeit betrachtet werden. Abb. 64—65 zeigt Paletten, die den von Wilhelmshaven stammenden Tieren (*T. navalis*) entnommen wurden. Die Paletten dieser Reihe, die ich noch um das Dreifache verlängern könnte, zeigen alle eine schöne, grazile Form. Ihre Außenseite ist verhältnismäßig glatt und ohne Auswüchse, ihre Ränder sind sanft geschwungen. Die ganze Palette macht einen wohl proportionierten Eindruck. Daneben betrachte man die Paletten, die den Exemplaren von Bohuslän (Schweden) entnommen wurden. Es sind plumpe Gebilde mit rauher, rissiger Oberfläche, ihre Form ist fast unschön zu nennen, die Ränder zeigen nichts von dem schönen Schwung der Wilhelms-



Abb. 64.



Abb. 65.

Abb. 64 u. 65. Paletten von *T. navalis*. Patria: Wilhelmshaven. Vergr. 10×.

havener Exemplare (Abb. 66 und 67). Und doch handelt es sich hier nur um Variabilitäterscheinungen, denn die Tiere unterscheiden sich sonst in nichts voneinander, auch finden sich Übergänge, die natürlich nicht zur Darstellung gebracht wurden, um das Bild von der jeweiligen äußersten Form der Variantenreihe ungetrübt in Erscheinung treten zu lassen.



Abb. 66.



Abb. 67.

Abb. 66 und 67. Paletten von *T. navalis*. Patria: Bohuslän (Schweden). Vergr. 10 $\times$.

Die Paletten von *T. navalis* von Bohuslän gleichen den mir zur Verfügung stehenden Paletten von *Teredo* (*Teredo*) *japonicus* CLESSIN (? Fundort) so sehr, daß auf Grund dieser Merkmale keine artliche Scheidung vorgenommen werden könnte. Diese Beobachtung ist auch schon von LAMY (1927) gemacht worden, nach dessen Ansicht nichts mehr dagegensteht, *T. japonicus* mit *T. navalis* für Synonym zu erklären. Meines Erachtens dürften aber gerade hier die Schalen

eine entscheidende Rolle spielen, die einen immer wieder zu findenden charakteristischen, von *navalis* weit unterschiedlichen Bau aufweisen (Abb. 45 a).

Doch genug hiervon. Das soeben angeführte Beispiel sollte nur zeigen, daß auch die Verwendung der Paletten zu Zwecken der Systematik mit Vorsicht geschehen muß, und daß bei der Beurteilung einer Spezies Schalen und Paletten sowie die Variabilität beider, unter Voraussetzung eines umfangreichen Vergleichsmaterials, zu berücksichtigen sind.

Unter Vorwegnahme der im nächsten Kapitel ausführlicher dargelegten, hier nur andeutungsweise erwähnten systematischen Beziehungen läßt sich, gemeinsam mit den aus diesem Kapitel gewonnenen Erkenntnissen über die systematische Wertigkeit der Teredinidenpalette, folgendes sagen:

Die Paletten sind für die Systematik der Terediniden weit bedeutender als die Schalen. Vor allem eignen sie sich zur Aufstellung umfassenderer systematischer Kategorien. Stark in die Augen fallende Merkmale können zu systematischen Zwecken herangezogen werden, weniger auffallende bedürfen einer eingehenden Prüfung. Die Paletten können unter Umständen zur Aufstellung oder mit zur Aufstellung einer Art herangezogen werden, doch gilt hierbei das für die Schalen Gesagte in gleichem Maße. Es lassen sich bei den Paletten feste Gattungs- und Untergattungsmerkmale feststellen; es sind aber bislang noch keine festen Artmerkmale gefunden worden. Den Paletten kommt also eine höhere systematische Wertigkeit zu als den Schalen, eine Wertigkeit, die sich uneingeschränkt bis zum Subgenus herunter ausdehnen läßt.

VII. Die Stammesgeschichte der Terediniden auf Grund der Palettenformen.

1. Betrachtung der rezenten Palettenformen (Abb. 68—80)¹.

Wir haben bei der Besprechung der Paletten vom *Bankia*- und *Teredo*-Typus die Beobachtung gemacht, daß die beiden Palettenformen trotz ihrer äußerlichen Verschiedenheit eine Reihe von gemeinsamen Merkmalen besitzen. Die Ausbildung dieser Merkmale bei den beiden untersuchten Formen ließ die Vermutung auftauchen, daß die *Bankia*-Palette die ursprüngliche, die *Teredo*-Palette die abgeleitete sei, so daß auf Grund der Palettenmerkmale an die Bearbeitung einer Stammesgeschichte der Terediniden gedacht werden konnte. Diese Vermutung wurde durch Tatsachen biologischer und zoogeographischer Art weiterhin gestützt.

Wenn wir nunmehr an den Versuch einer Stammesgeschichte der Terediniden herantreten wollen, so müssen wir uns mit den Palettenformen aller Terediniden vertraut machen. Dies geschieht jedoch am besten durch Betrachtung des gegenwärtigen, auf den Palettenformen basierenden Systems.

Ein sehr brauchbares und im großen ganzen sicherlich zutreffendes System hat BARTSCH (1922) in seiner „monograph of the american shipworms“ gegeben. Ungeachtet seiner oft zweifelhaften Artdiagnosen hat sich BARTSCH bei der Aufstellung eines bis auf die Untergattungen sich erstreckenden Systems als bedeutender Systematiker gezeigt, der die vorhandenen Merkmale geschickt auszunutzen versteht. Selbstverständlich ist das BARTSCHsche System noch unvollkommen und wird sich noch manche Änderung gefallen lassen müssen. Unsere Kenntnisse über die Terediniden sind eben noch zu lückenhaft, und die Mehrzahl

¹ Da in diesem Kapitel ständig auf die betreffenden Abbildungen verwiesen wird, ist von besonderen Hinweisen im Text Abstand genommen worden. Abb. 74 und 78 nach MILLER, alle übrigen nach BARTSCH unverändert, jedoch in anderer Technik umgezeichnet.

unserer vorhergehenden Untersuchungen hat gezeigt, wie schwierig eine Tere-
dinidensystematik ist und mit welcher Vorsicht man zu Werke gehen muß. Bei
unserer Stammesgeschichte kommt es uns ja in der Hauptsache auf die Paletten-
formen an und es ist verhältnismäßig nebensächlich, zu welcher systematischen
Kategorie der Träger der einen oder anderen Palette gestellt wurde. In diesem
Sinne möchte ich auch die nun folgenden systematischen Bezeichnungen aufge-
faßt wissen. Sie sollen für uns zunächst nichts weiter sein als Namen für die
einzelnen Palettenformen.

In dem erwähnten System der „monograph of the american shipworms“ von
1922 führt BARTSCH nur die Genera *Bankia*, *Teredo* und *Bactronophorus* an. Die
Genera *Uperotus* und *Kuphus* fehlen. Wir wollen die beiden letztgenannten Ge-
nera ganz am Schlusse behandeln. Sie sind noch zu wenig bekannt, um bereits
eine stammesgeschichtliche Bearbeitung erfahren zu können. Was über sie in
diesem Sinne gesagt werden kann, ist weniger als Vermutung. Auch das Genus
Bactronophorus stellt eine vereinzelte, ausgefallene Gruppe mit nur zwei Arten dar.
Die überwiegende Mehrzahl aller Tere-
diniden entfällt auf die Genera *Bankia* und
Teredo, die für unsere stammesgeschichtliche Betrachtung am wichtigsten sind.
Auch sind deren Paletten auf Grund meiner vorangegangenen Untersuchungen in
ihrem prinzipiellen Bau nun eingehend bekannt, wodurch eine ausreichende Basis
für descendenztheoretische Betrachtungen geschaffen ist.

Es besteht für uns kein Zweifel mehr, daß die Paletten vom *Bankia*-Typus
die ursprünglicheren darstellen, weshalb unsere phylogenetische Untersuchung mit
einer Betrachtung der dem Genus *Bankia* angehörigen Palettenformen beginnen
muß.

BARTSCH teilt das Genus *Bankia* auf Grund der Palettenformen in vier Sub-
genera ein, die sich folgendermaßen voneinander unterscheiden:

Genus *Bankia*.

1. (2). Palettenglieder an ihren distalen Enden vollkommen frei (unverschmol-
zen), die distalen Enden in eine dünne Membran auslaufend 3
2. (1). Palettenglieder an ihren distalen Enden nicht vollkommen frei (zum Teil ver-
schmolzen). Einzelelemente an der Außenseite miteinander verschmolzen,
wo sie von einem dicken Kalkmantel bedeckt werden . Subgenus *Nausitora*
3. (4). Membranen der einzelnen Palettenglieder an ihren distalen Enden in je
eine Spitze ausgezogen Subgenus *Bankia*.
4. (3). Membranen der Einzelelemente an den Seiten glatt oder gezähnt 5
5. (6). Membran gezähnt Subgenus *Neobankia*.
6. (5). Membran glatt Subgenus *Bankiella*.

Wenn man allein der Beschreibung nach diese vier Subgenera untereinander
vergleicht, so erweist sich *Nausitora* gegenüber allen anderen Subgenera als am
weitesten nach *Teredo* hin vorgeschritten. Die Tatsache, daß die Außenseiten der
Paletten von einem dicken Kalkmantel überzogen sind und auf diese Weise durch-
aus den Eindruck von einheitlichen Palettenblättern machen, läßt *Nausitora*
geradezu als eine Übergangsform zwischen den eigentlichen *Bankia*- und *Teredo*-
Formen erscheinen. Ein Blick auf die von BARTSCH (1922) gegebenen Abbildun-
gen lassen die Verhältnisse aufs deutlichste erkennen. Auch sieht man sehr schön,
wie bei der beigefügten, der Monographie von BARTSCH entnommenen Abbildung,
die Einzelelemente des Palettenblattes da zum Vorschein kommen, wo der Kalk-
mantel der Außenseite weggebrochen ist. Allerdings stehen die Glieder sehr eng
und sind auch bereits unter sich in der Mittellinie verschmolzen.

Wenn wir nun die adulte Palette von *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN mit
der *Nausitora*-Palette vergleichen, so fällt auf, daß die alte *Bankia*-Palette auch

ein an der Basis befindliches verkalktes Außenblatt besitzt, was zwar bei weitem nicht hinreicht, die Unterscheidung zwischen den Subgenera *Bankia* und *Nausitora* gegenstandslos zu machen, dafür aber um so deutlicher zeigt, wie hier die Entwicklung sozusagen noch im Flusse ist, bzw. auf einem Übergangsstadium, wie es schöner gar nicht gedacht werden kann, stehengeblieben ist. Die *Bankia*-Palette befindet sich quasi auf dem Wege zur *Nausitora*-Palette. Die zunehmende Verschmelzungstendenz der Basalglieder zielt ebenfalls schnurgerade auf *Nausitora* hin, bei der die Abstände zwischen den einzelnen Palettengliedern selbst an der Spitze der Palette vollkommen geschwunden sind.

Es erweist sich also das Subgenus *Nausitora* als eine phylogenetisch über dem Subgenus *Bankia* stehende Form. Wie verhält es sich nun zu den zwei übrigen Subgenera und wie verhält sich das typische Subgenus zu ihnen?

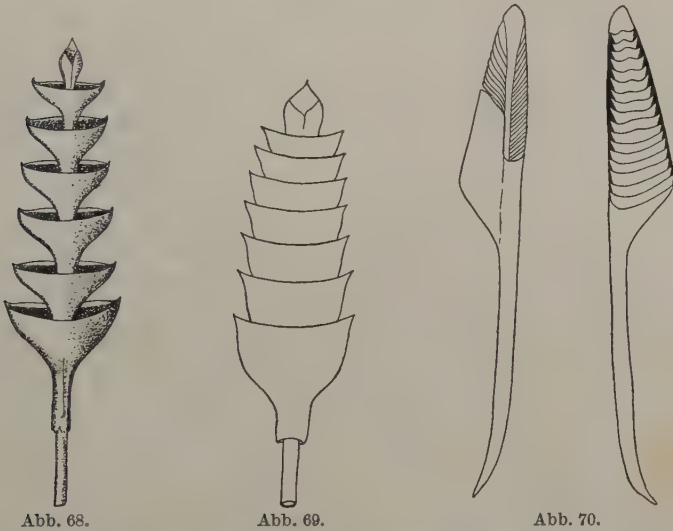


Abb. 68. Palette von *Bankia* (*Neobankia*) *zeteki* BARTSCH. Patria: Balboa, Panamakanal.
Abb. 69. Palette von *Bankia* (*Bankiella*) *mexicana* BARTSCH. Patria: Sinaloa, Mexiko.
Abb. 70. Palette von *Bankia* (*Nausitora*) *dryas* DALL. Patria: Palo Santo, Peru.

Aus der BARTSCHSchen Tabelle geht hervor, daß die Subgenera *Neobankia* und *Bankiella* nur kleine, bzw. gar keine Seitenfortsätze erkennen lassen. Wir haben aber bei der Betrachtung der Palette von *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN gesehen, daß die Seitenfortsätze bei der basalen Verschmelzung eine große Rolle spielen und die besonders langen Fortsätze des untersten Palettengliedes fast geradeswegs zur *Teredo*-Palette führen. Ferner beobachteten wir das Auftreten der ersten sekundären Kalkteilchen in den Seitenfortsätzen, wodurch diese allmählich verkalkten. Von da aus begann dann später die Verkalkung der ganzen basalen Außenseite.

Somit sprächen die kleinen bzw. fehlenden Seitenfortsätze dafür, die Subgenera *Neobankia* und *Bankiella* unterhalb des Subgenus *Bankia* anzuführen. Ferner kommt noch hinzu, daß bei dem Subgenus *Neobankia* die Abstände der einzelnen Palettenglieder untereinander größer sind als bei *Bankia* und *Bankiella*. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß BARTSCHs Abbildungen die Paletten eines ganz jungen Tieres, oder was noch wahrscheinlicher ist, die Spitze

einer älteren Palette darstellen. Für beide Ansichten spricht die geringe Anzahl der Palettenglieder, für letztere die Kürze des Stieles bei beiden Exemplaren.

Dieser Umstand erschwert natürlich eine klare Entscheidung ganz außerordentlich, denn wir wissen, daß eine *Bankia*-Palette, so eng ihre Basalglieder im Alter auch ineinandergeschachtelt sein mögen, in der Jugend nur aus wenigen, recht weit voneinander abstehenden Gliedern zusammengesetzt ist. Nichtsdestoweniger finden wir selbst bei den jüngsten *Bankia*-Paletten nicht derartig große Entfernungen zwischen den einzelnen Gliedern des Palettenblattes, wie sie die von BARTSCH abgebildete und hier wiedergegebene *Neobankia*-Palette zeigt.

So kann schließlich der Umstand, daß die *Neobankia*-Palette eines adulten Tieres eventuell eng gestellte Basalglieder aufweist uns nicht an der Annahme hindern, der *Neobankia*-Palette größere Abstände zuzugestehen als der *Bankia*-Palette. Wenn aber die Konzentration und Verschmelzungstendenz der Einzelglieder einer phylogenetischen Höherentwicklung gleichkommt, so stellt die deutliche Trennung der Glieder ein primitives Merkmal dar und es muß somit diejenige Form, die zwischen den Einzelelementen ihres Blattes die größten Abstände aufweist als die einfachste und ursprünglichste der heute noch lebenden Arten gelten. Dies scheint unseren heutigen Kenntnissen nach *Neobankia* zu sein.

Unklar ist die Stellung von *Bankiella*. Die Einzelelemente ihres Palettenblattes besitzen zwar nach BARTSCH keine seitlichen Fortsätze, was an sich für eine Stellung hart an der Basis des Stammbaumes sprechen würde. Ein Umstand, der uns jedoch die gerade Linie verlieren läßt, ist in der engen Stellung der einzelnen Palettenglieder gegeben. Wie so oft in der Stammesgeschichte, so haben wir auch hier in *Bankiella* eine Form vor uns, die ein primitives Merkmal mit einem fortschrittlichen vereinigt. Derartige Formen bergen immer zweierlei Möglichkeiten in sich. Entweder stellen sie, trotz ihres primitiven Merkmals einen Ausgangspunkt für höhere Formen dar, die das betreffende primitive Merkmal dann noch lange mit sich herumschleppen, oder seiner zur Weiterentwicklung nicht bedürfen, oder aber, und das ist meistens der Fall, sie bilden einen kleinen, unbedeutenden und „unfruchtbaren“ Seitenzweig, der für die Entwicklung des Stammes bedeutungslos, Zeugnis ablegt von einem ehemaligen, sozusagen mißglückten Experiment der Natur.

Letzteres scheint bei *Bankiella* der Fall zu sein. Wenn wir uns daran erinnern, welche wichtige Rolle die Seitenfortsätze bei der Weiterentwicklung spielen, indem gerade sie die Basis der *Bankia*-Palette der *Nausitora*-Palette so sehr ähnlich machen, dann können wir uns getrost zu der Anschauung bekennen, daß die Seitenfortsätze zur Höherentwicklung einfach unentbehrlich sind. Wir wissen ferner, daß die Palette von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* noch zwei deutliche Seitenfortsätze zeigt, die sicherlich noch den Seitenfortsätzen der alten *Bankia*-Palette entsprechen und im Leben des Schiffsbohrwurmes eine nicht geringe Rolle spielen, indem sie das Hinausgleiten der Palette aus der Wohnröhre verhindern. Schon dies spricht dafür, daß die Seitenfortsätze unter allen Umständen erhalten bleiben mußten, da bei früherem Verlust ein Ersatz in derselben Ausbildung nicht mehr möglich gewesen wäre. Des weiteren werden wir sehen, daß diejenigen *Teredo*-Paletten, die ihre Seitenfortsätze verloren haben, sie ursprünglich noch besaßen.

Hiermit haben die Subgenera von *Bankia* ihre Erledigung erfahren. Wir erkennen *Neobankia* als die ursprünglichste, *Bankia* als die abgeleitete, geradeswegs zu höheren Stufen führende Form. Das Endglied der Reihe wird durch *Nausitora* repräsentiert. *Bankiella* stellt wahrscheinlich einen bedeutungslosen Seitenzweig dar, der sich sicherlich schon recht frühe, nahe an der Basis des Stammbaumes von der Hauptentwicklungslinie abzweigte.

Betrachten wir nun die Subgenera von *Teredo*. Auch hier wird es von Vorteil

sein, die von BARTSCH gegebene Einteilung voranzustellen. Es muß noch bemerkt werden, daß diese Tabelle ebenso wie die von *Bankia* nicht die wortgetreue Übersetzung der BARTSCHschen Tabelle darstellt, sondern in einigen wenigen Punkten abgeändert, sowie in ihrem rein schematischen Aufbau umgestellt wurde.

Genus *Teredo*.

1. (2).	Paletten spatelförmig	3
2. (1).	Paletten nicht spatelförmig, sondern eiförmig-rundlich, oben gerundet, oder in einen kalkigen Knopf auslaufend	9
3. (4).	Paletten oben ausgehöhlt	5
4. (3).	Paletten oben nicht ausgehöhlt	7
5. (6).	Obere Aushöhlung des Palettenblattes ungeteilt . Subgenus <i>Teredo</i> .	
6. (5).	Höhlung in der Mitte durch ein Septum in zwei Hälften geteilt, so daß ein Blatt mit drei Endspitzen entsteht Subgenus <i>Teredothyra</i>	
7. (8).	Oberes Palettenende in zwei distale Spitzen ausgezogen Subgenus <i>Lyrodus</i> .	
8. (7).	Oberes Palettenende in einem Kalkknopf endigend Subgenus <i>Teredops</i> .	
9. (10).	Paletten oben ausgehöhlt Subgenus <i>Neoterodo</i> .	
10. (9).	Paletten oben nicht ausgehöhlt	11
11. (12).	Auricularseptum der Schale vorhanden Subgenus <i>Teredora</i> .	
12. (11).	Auricularfalte der Schale fehlt Subgenus <i>Psiloteredo</i> .	

Bei Betrachtung der Subgenera von *Bankia* mußten wir *Nausitora* an die oberste Spitze stellen, weil ihre Paletten die stärkste Verschmelzungstendenz aufweisen. Da, wie wir bereits wissen, die Gattung *Teredo* die phylogenetisch jüngste darstellt, so müssen wir hier mit Subgenera beginnen, deren Paletten noch am deutlichsten die ehemaligen Einzelglieder erkennen lassen.

Ein Schliff durch eine Palette von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ zeigte uns ja, daß der innere Bau des Palettenblattes lamellöser Natur ist, und daß die Lamellen eigentlich nichts weiter darstellen als die extrem verschmolzenen und ineinandergedrückten Glieder der alten *Bankia*-Palette. Obwohl diese Palette ihre Herkunft leicht verrät, so gibt es innerhalb der Gattung *Teredo* Formen, die ihre Herkunft von *Bankia*-ähnlichen Vorfahren noch deutlicher dokumentieren. Dies ist zum Beispiel bei den Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* der Fall.

Die bis jetzt bekannt gewordenen fünf Spezies des Subgenus *Psiloteredo* lassen den lamellosen Bau des Palettenblattes auf der Außenseite selbst ohne jede Vorbereitung erkennen. Die Außenseite einer solchen Palette sieht aus wie ein Längsschliff durch eine *Teredo*-Palette. Es ist also hier noch nicht zur Ausbildung des äußeren Kalkmantels gekommen wie wir ihn bei dem Subgenus *Teredo* kennen gelernt haben. Die Lamellen sind zahlreicher als bei *Teredo*, ein Beweis, daß die Konzentration und Verschmelzung noch nicht einen so hohen Grad von Vollkommenheit erreicht hat. Nichtsdestoweniger deutet die lückenlose Aufeinanderfolge der Glieder bei *Psiloteredo* und *Teredora* darauf hin, daß es sich hier um Formen handelt, die bereits weit über dem Niveau von *Nausitora* stehen müssen. Ja, ohne Kenntnis der *Bankia*-Palette käme man gar nicht so leicht auf den Gedanken, daß es sich hier um einzelne Glieder handeln könnte, soweit ist die Verschmelzung bereits gediehen.

Bei der Palette von *Psiloteredo* und *Teredora* kommen wir in ähnliche Schwierigkeiten wie sie uns bereits bei *Bankiella* begegnet sind. Es wurde soeben gesagt, daß der lamellöse Bau der Palette von *Psiloteredo* sich deshalb so gut ohne jede Vorbereitung erkennen läßt, weil der Kalkmantel der Außenseite fehlt. Diesen Kalkmantel treffen wir in vollster Ausbildung bei dem Subgenus *Teredo* und in dieser Hinsicht würde nichts im Wege stehen, *Psiloteredo* als eine Form zu betrachten, die direkt zu *Teredo* überleitet. Ein weiterer Umstand der uns in dieser

Annahme bekräftigen könnte, ist in der einheitlichen Ausbildung der Paletteninnenseite gegeben. Wir wissen, daß es bei der *Bankia*-Palette, trotz reichlicher Verkalkung der basalen Außenseite, niemals zu einem einheitlichen Kalkblatt der Innenseite kam. Mochten die Paletten noch so alt und die Verschmelzung der Basalglieder noch so innig sein, stets waren auf der Paletteninnenseite die Grenzen der einzelnen Palettenelemente in voller Deutlichkeit zu erkennen. Ja sogar bei der Palette von *Nausitora*, deren Einzelglieder selbst an der Spitze ohne Abstände eng ineinandergeschachtelt sind, und deren Kalkmantel meist die ganze Außenseite in geschlossener Fläche überzieht, konnten die einzelnen Palettenglieder auf der Innenseite ohne Schwierigkeit erkannt werden. Bei *Psiloteredo* und *Teredora* dagegen finden wir jenes feste zusammenhängende, auch nicht die Spur einer lamellösen Struktur zeigende Blatt der Innenseite, wie wir es zum ersten Male bei *Teredo* (*Teredo*) *navalis* kennen lernten.

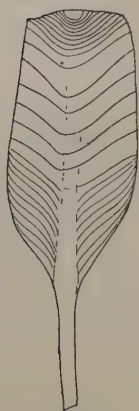


Abb. 71.

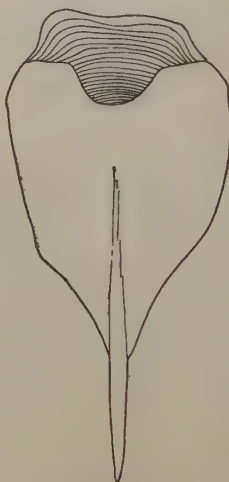


Abb. 72.

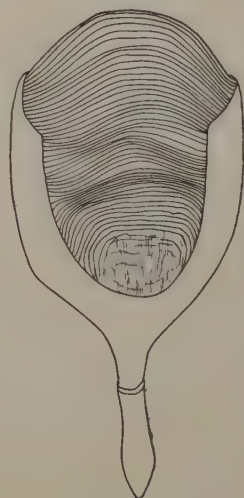


Abb. 73.

Abb. 71. Palette von *Teredo* (*Psiloteredo*) *stimpsoni* BARTSCH. Patria: Charleston, Süd-Carolina.

Abb. 72. Palette von *Teredo* (*Psiloteredo*) *dilatata* STIMPSON. Patria: N-O-Küste von USA.

Abb. 73. Palette von *Teredo* (*Teredora*) *thomsoni* TRYON. Patria: Neu-England.

Und doch sprechen eine Reihe von Merkmalen dagegen, die Palette von *Psiloteredo* oder *Teredora* als direkten Übergang zu *Teredo* zu betrachten.

Schon das Fehlen des Kalkmantels der Außenseite muß uns stutzig machen. Wenn schon *Nausitora*, als die höchste Form des Genus *Bankia*, oft einen fast vollkommenen Kalkmantel besitzt, dessen Ausbildung bei einem der höchstentwickelten Subgenera des Genus *Teredo* zur höchsten Stufe gelangt, so kann *Psiloteredo* bzw. *Teredora* auf keinen Fall den Übergang zu *Teredo* s. str. und nächstverwandten Formen bilden. Ja, es wird von diesem Gesichtspunkt aus sogar schwierig, die Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* zu *Nausitora* in Beziehung zu bringen. Hier springen uns jedoch einige Tatsachen helfend bei.

Es kann auch bei *Psiloteredo* zur Ausbildung eines äußeren Kalkmantels kommen, wie die Spezies *Teredo* (*Psiloteredo*) *sigerfoosi* BARTSCH und *Teredo* (*Psiloteredo*) *dilatata* STIMPSON beweisen. Bei diesen beiden Spezies ist fast die ganze Außenseite mit einem Kalkmantel überzogen. Auch entspricht die Ausbildung des Kalkmantels durchaus unseren Forderungen: Er wird von der Basis der Palette

gebildet, überzieht diese bis zu ungefähr drei Viertel der Gesamtlänge des Blattes und läßt nur an der Palettenspitze ein kleines Stückchen frei, an dem dann der lamellöse Aufbau ohne weiteres zu erkennen ist.

Damit wird die Stellung der beiden Subgenera zu *Nausitora* mit einem Schlage klar. Auch bei *Nausitora* war ja der Kalkmantel noch nicht so vollkommen wie bei *Teredo* s. str. Wenn nun auch bei *Psiloteredo* und *Teredora* einige Formen vorkommen, die keinen Kalkmantel zeigen, so beweist das nichts gegen eine enge Verwandtschaft mit *Nausitora*. Wir können *Teredora* und in noch höherem Maße *Psiloteredo* getrost als eine Form betrachten, die an der Basis des Genus *Teredo* zu stehen hat und sich geradlinig von *Nausitora*-ähnlichen Formen ableitet.

Wie verhalten sich aber *Psiloteredo* und *Teredora* zu *Teredo* s. str.?

Daß beide echte *Teredo*-Formen darstellen, wird trotz des teilweisen Mangels des äußeren Kalkmantels durch die eng gestellten Lamellen des Blattes, die einheitliche Innenseite, sowie durch die Gesamtform bewiesen. Dem Subgenus *Teredo* gegenüber zeigen sie jedoch Züge, die sie keinesfalls als direkte Vorläufer erscheinen lassen.

Wir sahen bei der Betrachtung der *Bankia*-Palette, daß jedes einzelne Palettenelement einem seitlich zusammengedrückten hohlen Schlüsselchen entspricht. Das Volumen dieser Schlüsselchen wurde bei den neu hinzugekommenen Elementen immer kleiner und somit die Palette an der Basis immer flacher. Nichtsdestoweniger weist die *Bankia*-Palette an ihrem oberen Ende noch eine Höhlung auf, da die zuerst gebildeten Glieder ja nicht verloren gehen, sondern nur nach oben rücken. Auch bei der Palette von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ fanden wir jene Höhlung am Ende wieder. Es wurde auch bereits darauf hingewiesen, wie wichtig diese Höhlung ist, da durch sie das Vorhandensein der Seitenfortsätze bedingt ist. Es steht meines Erachtens nichts im Wege, die obere Höhlung der Palette von *Teredo* s. str. als ein primitives, an *Bankia*-ähnliche Vorfahren erinnerndes Merkmal anzusehen.

Die Paletten von *Psiloteredo* und *Teredora* zeigen jedoch, ungeachtet ihres sonstigen ursprünglichen, an *Nausitora* gemahnenden Baues, diese Höhlung nicht mehr, was zweifellos als ein phylogenetischer Fortschritt betrachtet werden muß. Im Hinblick auf unsere kürzlich angestellte Betrachtung über die Bedeutung der Seitenfortsätze im Leben des Schiffsbohrwurmes muß jedoch daran erinnert werden, daß ein phylogenetischer Fortschritt nicht ohne weiteres einem biologischen Fortschritt gleich zu kommen braucht.

Mit dem Verlust der oberen Höhlung des Palettenblattes geht bei den Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* ein Verlust der distalen Endspitzen Hand in Hand.

Somit besteht unsere soeben aufgestellte Behauptung zu Recht, daß *Psiloteredo* und *Teredora* keine direkten Übergänge zu *Teredo* s. str. darstellen. Der Verlust der distalen Endspitzen und der oberen Höhlung ist zum Teil schon bei *Nausitora* angedeutet. Wir finden sogar unter den wenigen heute noch lebenden *Nausitora*-Arten keine einzige Form, die so gut ausgebildete Seitenfortsätze wie *Bankia* oder *Teredo* s. str. besitzt. Dies darf uns aber nicht daran hindern, eine zu *Teredo* s. str. führende Entwicklungslinie bei *Nausitora* beginnen zu lassen, eine Linie, die allerdings nicht über *Psiloteredo* oder *Teredora* verläuft. Es muß eben immer daran gedacht werden, daß die heute lebenden Terediniden ja nur einen kleinen Teil der gesamten Formen darstellen und daß eine große Menge, höchstwahrscheinlich sogar die größere, verloren gegangen ist. Aus diesem Grunde wollen wir auch eine endgültige Entscheidung über die Stellung der Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* zu den übrigen Formen der Terediniden hinausschieben, bis wir der Paläontologie und geographischen Verbreitung der Schiffsbohrwürmer eine kurze Betrachtung gewidmet haben.

Eins jedoch steht jetzt schon fest: Die Paletten von *Psiloteredo* und *Teredora* zeigen neben dem für die Gattung *Teredo* charakteristischen Merkmal (einheitliches Kalkblatt der Innenseite) einerseits sehr primitive (lamellöser Bau der Außenseite, große Lamellenzahl), andererseits sehr hoch entwickelte Merkmale (abgerundetes massives Palettenende ohne distale Endspitzen). Die Parallele zu *Bankiella* ist unverkennbar.

Bemerkenswert ist noch, daß das Kalkblatt der Innenseite direkt am Stiel ansitzt und nicht wie bei *Teredo* s. str. eine Trennungslinie gegenüber dem untersten Palettenglied und dessen Seitenfortsätzen aufweist. Bei *Teredo* (*Teredora*) *thomsoni* TRYON hat es geradezu den Anschein, als ob das untere Palettenglied wie ein vorne offenes Futteral dem Stiel aufsitzt und alle anderen Palettenglieder in sich aufnimmt. Entweder ist die Innenseite des untersten Palettengliedes von Anfang an kontinuierlich in die Höhe gewachsen, oder sie ist mit dem akzessorischen Kalkblatt so innig verschmolzen, daß keine Trennungslinie mehr wahrzunehmen ist. Auf jeden Fall ist auch in dieser Bildung ein fortschrittliches Merkmal zu erblicken das über *Teredo* s. str. hinausreicht.

Die Reihe der Merkmale, die die Paletten von *Psiloteredo* und *Teredora* als typische Mischformen erscheinen läßt, die altertümliche und fortgeschrittene Merkmale zu fast gleichen Teilen in sich vereinigen, wird durch den, das ganze Palettenblatt durchziehenden Palettenstiel vervollständigt.

Alle übrigen dem Genus *Teredo* angehörigen Formen lassen von einem geschichteten Aufbau der Palettenaußenseite nichts mehr erkennen. Bei ihnen ist es durchweg zur Ausbildung eines Kalkmantels gekommen und es bleibt uns somit nur noch übrig, die anderen Merkmale zu betrachten und miteinander zu vergleichen.

Blieben wir gleich bei einem der letztgenannten, der oberen Aushöhlung des Palettenblattes.

Diejenigen Formen, die die genannte Bildung noch aufweisen, werden von BARTSCH auf die Subgenera *Teredo* s. str., *Teredothyra* und *Neoterodo* verteilt.

Während *Neoterodo* eine im großen ganzen ähnliche Palette wie *Teredo* s. str. besitzt, zeigt *Teredothyra* eine von dem gewohnten Bild stark abweichende Form. Wie in der Bestimmungstabelle bereits zum Ausdruck gebracht, besitzt *Teredothyra* eine *geteilte* obere Höhlung. Die Teilung wird durch eine Mittellamelle bewirkt, die über den oberen Rand der Fahne herausragt. Das hervorstehende Stück hat die gleiche Länge wie die beiden Seitenfortsätze, so daß das ganze Palettenblatt einem Dreizack oder einer dreizinkigen Gabel mit etwas zu kurz geratenen Zinken nicht unähnlich sieht. Diese Mittellamelle stellt zweifellos nichts anderes dar, als den weit nach oben reichenden und ein wenig abgeplatteten Palettenstiel. Wir sahen ja, wie bei der *Bankia*-Palette der Stiel alle Einzelelemente durchdringt und bis in die Spitze des Palettenblattes hineinreicht. Das Gleiche fanden wir bei *Nausitora*. Auch bei der Palette von *Psiloteredo* und *Teredora* war von einer Reduktion der Stiellänge nichts zu bemerken. Umgekehrt fanden wir bei unseren Untersuchungen über die Palette von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ, daß der Stiel nicht nur außerhalb, sondern auch innerhalb des Palettenblattes erheblich an Länge eingebüßt hat und nur bis zur Hälfte des Blattes reicht. Das oberste Glied der *Teredo* s. str.-Palette erwies sich als besonders tief ausgebuchtet, eine Erscheinung, die mit der starken Verschmelzung der Glieder in engstem Zusammenhang steht. Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß mit zunehmender Verschmelzung der Einzelglieder eine Reduktion des Stieles parallel geht, auch erscheint es selbstverständlich, daß der Stiel an der Basis des obersten Palettengliedes endigt. Die Palette von *Teredothyra* belehrt uns, daß auch Ausnahmen von dieser Regel vorkommen können. Es scheint, daß bei der *Teredothyra*-

Palette trotz des Vorhandenseins fast aller vorgeschrittenen Merkmale ein ursprüngliches Merkmal erhalten blieb. Die Palettenglieder haben sich konzentriert und sind verschmolzen, aber der Stiel hat nicht mitgemacht, ja, im Gegen-

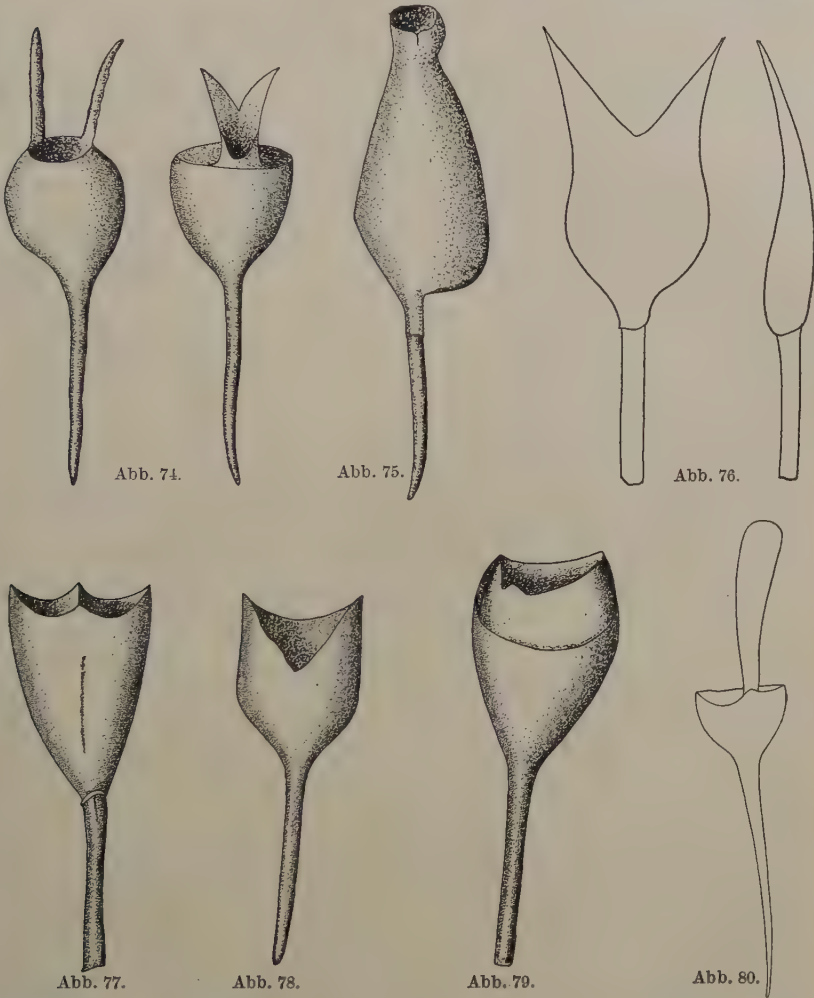


Abb. 74. *Teredo affinis* DESHAYES. Patria: Samoa. — Abb. 75. *Teredo (Terodops) floridana* BARTSCH. Patria: Tampa, Florida. — Abb. 76. *Teredo (Lyrodus) bipartita* JEFFREYS. Patria: ?. Bisher nur gefunden in Treibholz d. westindischen *Cedrella odorata* (bei Guernsey). — Abb. 77. *Teredo (Teredothyra) dominicensis* BARTSCH. Patria: Dominik, Westindien. — Abb. 78. *Teredo parksi* BARTSCH. Patria: Samoa. — Abb. 79. *Teredo (Neoterodo) reynei* BARTSCH. Patria: Paramaribo, Guyana. — Abb. 80. *Bactronophorus* sp. (Nach LAMY.)

teil, er ist weit über das oberste Glied hinausgewachsen und in die Nachbarschaft der distalen Endfortsätze gerückt.

Auch über die Stellung dieses Sonderlings wollen wir erst am Schlusse ein endgültiges Urteil abgeben.

So. verbleiben uns nach dem BARTSCHschen System nur noch die Subgenera *Teredo* und *Neoteredo*. Die von BARTSCH nach 1922 aufgestellten Subgenera unterscheiden sich in ihren Paletten so wenig von den hier behandelten, daß sie keine Berücksichtigung zu erfahren brauchen.

Über *Teredo* s. str. ist bereits alles nötige gesagt worden, so daß wir uns nur auf die Betrachtung von *Neoteredo* zu beschränken brauchen.

Das Palettenblatt von *Neoteredo* ist im Vergleich zur Gesamtgröße der Palette sehr klein und zeigt nur noch rudimentäre Seitenfortsätze. Es ist allseitig mit einem stark verdickten Kalkmantel umgeben.

Wir konnten schon zu Anfang unserer Untersuchungen über die Paletten feststellen, daß ein enges Zusammenrücken der einzelnen Palettenglieder einen phylogenetischen Fortschritt bedeutet. Nun ist aber selbstverständlich, daß hierdurch auch die absolute Größe des Palettenblattes eine Reduktion erfährt. Dies geht schon daraus hervor, daß die Größenunterschiede zwischen den *Nausitora*- oder gar *Bankia*-Paletten und den *Teredo*-Paletten ganz bedeutende sind. So mißt zum Beispiel eine Palette nebst Stiel von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ im günstigsten Falle kaum mehr als 7 mm, während eine Palette von *Bankia* (*Bankia*) *capensis* CALMAN eine Länge von 5—6 cm erreichen kann, wovon ungefähr die Hälfte auf den außerhalb des Palettenblattes sichtbaren Stiel entfällt. Der phylogenetische Fortschritt, der sich in der Verkürzung des Palettenblattes ausdrückt, ist aber zugleich auch ein biologischer Fortschritt, der für das Leben des Tieres zweifellos von Bedeutung ist. Bekanntlich haben die Paletten nur die Aufgabe, die Wohnröhre zu verschließen. Eine weitere Bedeutung besitzen sie nicht. Ein guter Verschuß kann aber schon durch zwei ganz kleine Kalkblättchen erzielt werden, vorausgesetzt, daß ihre Konstruktion das Optimum von Zweckmäßigkeit erreicht hat. Da also kleine Blättchen genügen, so ist die Bildung einer großen Palette eine Verschwendung. Die Natur arbeitet aber immer mit größter Sparsamkeit und es ist kein Wunder, daß sie die voluminöse *Bankia*-Palette mit ihrer großen Masse an Kalk und Conchiolin möglichst bald durch eine kleinere ersetzt. Die umfangreiche, aus vielen Einzelgliedern bestehende *Bankia*-Palette war nötig, solange eine einwandfreie Verschußmöglichkeit noch nicht erfunden war. Hier mußte die Masse der Glieder den weniger exakten Verschuß ersetzen, denn eine große Menge von gerade noch zusagender chemischer Zusammensetzung zurückbehalten wird. Je größer nun das Volumen dieses Abschnittes ist, d. h. je mehr die Paletten lediglich kleine Verschußstücke darstellen und kaum in das Innere der Wohnröhre hineinragen, um so größer wird die Wassermenge sein, die das Tier zurückbehält. Je größer aber die zurückgehaltene Wassermenge ist, um so größer ist die Möglichkeit ungünstige Umweltverhältnisse (verminderten Salzgehalt) längere Zeit zu ertragen.

Ferner bieten zwei kleine kompakte Kalkkeilchen irgendwelchen äußeren mechanischen Einflüssen viel weniger Angriffspunkte als große Paletten, ganz abgesehen davon, daß lange Paletten in eingezogenem Zustand weit in die Wohnröhre hineinreichen und das Volumen des hintersten Röhrenabschnittes ganz bedeutend verkleinern. Die Untersuchungen BLUMS (l. c.) haben jedoch gezeigt, daß der hinterste Abschnitt der Wohnröhre von ganz besonderer Bedeutung für das Leben des Schiffsbohrwurmes ist, da in ihm, im Falle der Not, eine gewisse Wassermenge von gerade noch zusagender chemischer Zusammensetzung zurückbehalten wird. Je größer nun das Volumen dieses Abschnittes ist, d. h. je mehr die Paletten lediglich kleine Verschußstücke darstellen und kaum in das Innere der Wohnröhre hineinragen, um so größer wird die Wassermenge sein, die das Tier zurückbehält. Je größer aber die zurückgehaltene Wassermenge ist, um so größer ist die Möglichkeit ungünstige Umweltverhältnisse (verminderten Salzgehalt) längere Zeit zu ertragen.

Daß also die Kleinheit einer *Teredo*-Palette die Folge einer starken Konzentration der Einzelelemente darstellt, daß ferner die Konzentration der Einzel-

gliedert und somit der geringe Umfang des Palettenblattes als ein Merkmal vorgeschrittener phylogenetischer Entwicklung zu betrachten ist, dürfte nach allem, was bisher über die Paletten gesagt wurde, keinem Zweifel mehr unterliegen.

Wir werden somit nicht fehl gehen, wenn wir alle Paletten, deren Blätter so lang oder nur etwas länger als breit sind, gegenüber den Paletten mit deutlich langem Blatt als phylogenetisch höher entwickelte Stadien betrachten.

In *Neoteredo* lernen wir zum ersten Male eine solch kleinblättrige Form kennen. Ihre vorläufige Stellung im Stammbaum dürfte nach obigem bereits klar sein. *Neoteredo* erweist sich aber noch in anderer Beziehung als hochentwickelt. Wenn auch die obere Höhlung des Blattes noch vorhanden ist, so haben doch die Seitenfortsätze bereits eine Reduktion erfahren. Ferner sehen wir, daß der Kalkmantel, der bei allen bislang betrachteten Formen nur auf der Außenseite aufgetreten war, auch auf die Innenseite übergreifen hat, wodurch ein äußerlich absolut einheitliches Gebilde entstanden ist. Bei der Palette von *Teredo (Teredo) navalis* LINNÉ konnten wir auf der Außenseite einen vollkommenen Kalkmantel feststellen, die Innenseite dagegen war nicht so einheitlich gebildet. Das akzessorische Kalkblatt hebt sich deutlich von dem untersten Palettenglied und seinen Seitenfortsätzen ab. Bei *Neoteredo* dagegen ist auch die Innenseite des Palettenblattes vollkommen umkrustet, so daß keinerlei trennende Linien usw. mehr zu erkennen sind.

So muß sich bei der Betrachtung von *Neoteredo* im Vergleich mit den übrigen Palettenformen der dem Genus *Teredo* angehörigen Individuen unbedingt die Ansicht aufdrängen, daß es sich hier um ein fast in jeder Beziehung am weitesten vorgeschrittenes Subgenus handelt. Das Palettenblatt ist klein, beide Seiten haben eine durchaus gleichförmige Oberfläche, die distalen Endspitzen sind reduziert. Nur die obere Höhlung erinnert an frühe Vorfahrenstadien.

Hier ist auch der Ort, um auf einige *Teredo*-Spezies hinzuweisen, die in BARTSCHS Monographie nicht angeführt sind, für unsere Frage aber eine nicht zu unterschätzende Bedeutung haben.

Bereits 1921 beschrieb BARTSCH einen *Teredo (Teredo) parksi* BARTSCH, dessen Paletten er folgendermaßen charakterisiert: "The pallets are spatulate, having a very long, very slightly curved flexuous stalk, the spatulate portion being decidedly excavated at the tip, and covered with a brown epidermis . . . They measure: Length 6 mm, of which 2,5 mm go to the blade, which has a diameter of 2 mm."

Nach dieser Beschreibung konnte man ja bereits schließen, daß das Palettenblatt von *Teredo (Teredo) parksi* BARTSCH sehr klein, fast so breit wie lang sei; aber eine richtige Vorstellung gaben doch erst die MILLERSchen Abbildungen. Sie lassen deutlich erkennen, daß die Palettenblätter von *Teredo (Teredo) parksi* BARTSCH Seitenfortsätze aufweisen und eine sehr tiefe Höhlung besitzen. Auf das letzte Merkmal, das durchaus für eine weitgehendste Konzentration der ursprünglichen Palettenglieder spricht, macht MILLER (1924) auch in seiner Beschreibung besonders aufmerksam: "The pallets are readily distinguished by the long stalk and short, deeply excavated blade, which is covered by the greater part of its length by a dark epidermis. The blade is usually more deeply excavated on the outer than on the inner face, a character, which is most accentuated in the Samoan species. The latter tend also to have more regularly shaped, straight sided pallets. These characters appear however too variabel to be of a systematic importance."

Wir können MILLER nur zustimmen, wenn er sich scheut, die zuletzt aufgezählten Merkmale im Sinne der Systematik auszuwerten, aber wir müssen uns fragen, wie es sich mit der Kleinheit des Palettenblattes verhält.

Es ist für unser Problem durchaus nicht gleichgültig, ob die Maßverhältnisse

des Palettenblattes als systematisch wichtige Charaktere oder als bloße Variationsformen der gewöhnlichen *Teredo*-Palette anzusprechen sind; mit anderen Worten, ob es sich um eine Mutation oder um eine Modifikation handelt.

MILLER (1922) hat in der schon oft erwähnten Variabilitätsstudie die Variabilität von *Teredo* (*Teredo*) *navalis* LINNÉ eingehend untersucht und niemals eine Palette gefunden, deren Blatt das für die Palette von *Teredo* (*Teredo*) *parksii* BARTSCH charakteristische Maßverhältnis zeigt. Umgekehrt konnte er bei den Exemplaren von *Teredo* (*Teredo*) *parksii* BARTSCH, die ihm gleichfalls in großer Anzahl zur Verfügung standen, kein einziges Stück entdecken, dessen Palettenblatt dem von *navalis* gleichgekommen wäre. Ferner fand er bei der von ihm als *Teredo furcillatus* MILLER beschriebenen Spezies Paletten, die durchweg das Maß der *parksii*-Paletten aufwiesen.

Wenn es auch gewagt erscheint, auf Grund dieser Unterlagen ein neues Subgenus aufzustellen, so erscheint mir doch jener Unterschied in den Maßverhältnissen als ein konstanter und für unsere Zwecke wohl brauchbarer. Sollte sich auf Grund weiterer Entdeckungen und Untersuchungen in Zukunft das Bedürfnis geltend machen, diese Formen in einem neuen Subgenus unterzubringen, so möchte ich einstweilen den Namen *Microvexillum* vorschlagen. Wohlgedenkt ist das für uns vorläufig nur ein Sammelbegriff, um die kleinblättrigen Palettenformen vom Typus der *parksii*-Palette bequem zusammenfassen zu können. Irgendwelche systematische Bedeutung darf dem Namen *Microvexillum* vorerst noch nicht untergeschoben werden.

Die den *Microvexillum*-Typus repräsentierenden Paletten dürfen auch nicht zu *Neoteredo* gestellt werden. Wenn auch das Subgenus *Neoteredo* in allernächster Nähe der *Microvexillum*-Formen stehen muß, so zeigt es doch wieder Züge, die für eine noch höhere Stellung im Stammbaum der Terediniden sprechen. Die kleinblättrigen Paletten vom *Microvexillum*-Typus stellen ja doch nichts weiter dar als *navalis*-Paletten, mit einem anderen Maßverhältnis des Blattes. Bei ihnen finden sich alle Einzelheiten der *Navalis*-Palette wieder vor. Nur in der tieferen Aushöhlung des oberen Palettenrandes weichen sie ab. Es ist aber nach MILLER noch fraglich, ob dieses Merkmal nicht eine, auf gewisse Örtlichkeiten beschränkte Lokalvariation darstellt. Auch von einer gleichmäßigen Kalkumkrustung der Innenseite, wie wir sie bei *Neoteredo* kennen lernten, ist noch nichts zu beobachten. Man kann die *Microvexillum*-Paletten jedoch als Übergangsformen zwischen der eigentlichen *navalis*- und der *Neoteredo*-Palette betrachten. Die Verteilung der einzelnen Merkmale auf die drei in Frage stehenden Palettenformen läßt meines Erachtens gar keine andere Deutung zu.

Bei dem von MILLER beschriebenen *Teredo trulliformis* ist die Konzentration der Palettenfahne am weitesten fortgeschritten. Obwohl Stiel- und Blattlänge hier im Verhältnis 1 : 1 stehen, so ist das Maßverhältnis des Blattes allein noch stärker zu gunsten der Breite verschoben als bei *Teredo* (*Teredo*) *parksii* BARTSCH und *Teredo furcillatus* MILLER. Diese Palette dürfte ungefähr das Ideal darstellen:

Eine Palette aus wenig Material, die rein ihrer Form wegen das leisten kann, wozu sie von Natur aus bestimmt ist.

Am Schluß der Besprechung jener Palettenformen, deren oberes Ende eine Aushöhlung aufweist, dürfen wir eine, ebenfalls von MILLER bearbeitete Form nicht vergessen, da sie zu einer Gruppe von Palettenformen überleitet, die mit einem kompakten oberen Ende versehen sind.

Es ist dies *Teredo affinis* DESHAYES. Das Palettenblatt dieser Spezies hat die Gestalt einer Keule, aus deren oben befindlicher Höhlung die beiden Seitenfortsätze ziemlich unvermittelt in Form zweier Hörner herauswachsen.

Wir haben bei Betrachtung der außenseits lamellosen Paletten von *Psilo-*

teredo und *Teredora* die Vermutung zum Ausdruck gebracht, daß der Verschluß der oberen Höhlung, wenn auch teilweise nicht als biologischer, so doch sicherlich als phylogenetischer Fortschritt zu betrachten ist. In der Palette von *Teredo affinis* haben wir eine Form vor uns, die quasi auf dem Wege ist die obere Öffnung des Blattes zu verschließen. Die zum Teil hier wiedergegebenen Abbildungen MILLERS lassen erkennen, daß die Seitenfortsätze vom Rande weg bzw. mit dem Rande nach der Mitte des Blattes zu gerückt sind und oftmals fast parallel nach oben streben. Man kann sich vorstellen, daß die Seitenfortsätze immer näher aneinanderrücken und in der Mittellinie verschmelzen, wodurch ein endgültiger Verschluß der oberen Palettenöffnung erreicht wird. Zweifellos werden dann die Seitenfortsätze für den Verschluß der Wohnröhrenöffnung bedeutungslos und können im weiteren Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung verkümmern.

Wenn in diesem Zusammenhang soeben die *Psiloteredo*- und *Teredora*-Paletten erwähnt wurden, so soll damit keinesfalls gesagt sein, daß der Verschluß dieser Palettenformen auf die oben skizzierte Art vor sich gegangen sei. Die Art des oberen Verschlusses der *Psiloteredo*- und *Teredora*-Palette spricht jedenfalls nicht dafür. Die Paletten machen vielmehr den Eindruck, als ob sich der Stiel in der oberen Hälfte des Blattes verdickt und auf diese Weise die an und für sich schon kleine Öffnung des obersten Palettenblattes verschlossen hätte. Wir sahen auch bei *Nausitora* etwas ähnliches auftreten und schlossen aus den weiteren Übereinstimmungen im Bau mit der *Nausitora*-Palette auf eine direkte Abstammung von diesem Subgenus. Allerdings war es uns nicht möglich, von *Psiloteredo* oder *Teredora* aus eine Linie zu finden, die zu einem der übrigen Subgenera von *Teredo* überleitet und waren deshalb gezwungen, die Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* als einen, nahe der Basis entspringenden Seitenzweig des Terediniden-stammbaumes aufzufassen.

Es gibt aber unter den zur Gattung *Teredo* gehörigen Paletten Formen, deren Verschluß sicher nicht auf die Weise erreicht wurde, daß der Stiel bis zum obersten Ende reichte, sich verdickte und die Öffnung verschloß. Allein die Tatsache, daß außerhalb der Subgenera *Psiloteredo* und *Teredora* fast keine Form mit durchgehendem Palettenstiel zu finden ist, spricht dagegen. Und für diese, trotzdem oben verschlossenen Formen, wird die Palette von *Teredo affinis* DESHAYES bedeutungsvoll.

Es gibt unter den Formen mit vollkommen geschlossenem Palettenblatt ein Subgenus, das BARTSCH als *Teredops* bezeichnet hat. Das Blatt der *Teredops*-Palette ist rundlich eiförmig und vollständig mit einem dicken Kalkmantel überzogen. Die obere Öffnung und die Seitenfortsätze fehlen, dafür trägt die Spitze des Palettenblattes einen Kalkknopf.

Wenn wir uns daran erinnern, daß die Seitenfortsätze der Palette von *Teredo affinis* DESHAYES immer enger zusammenrücken, so daß es nicht schwer vorstellbar ist, daß sie allmählich verschmelzen, dann brauchen wir uns nur die Länge der Fortsätze noch ein wenig reduziert zu denken und wir bekommen eine Palette, die der von *Teredops* aufs Haar gleicht.

So sehen wir also den Verschluß der oberen Palettenöffnung, wie wir ihm bereits am Anfange des Stammbaumes bei *Psiloteredo* und *Teredora* begegneten, auf eine andere Weise erreicht wie damals.

An dieser Stelle seien einige Überlegungen allgemeinerer Art gestattet.

Wir sind bei der Betrachtung der Stammesgeschichte der Terediniden schon auf eine Reihe von Gesetzen und Regeln gestoßen, die allgemein in der Stammesgeschichte anerkannt sind und Verwendung finden, und es ist für den Forscher eine Quelle der Freude, diese Gesetze auch im Kleinsten wiederzufinden und anwenden zu können. Auch die zuletzt betrachtete Verschiedenheit des oberen Ver-

schlusses der Palettenöffnung gehört hierher. Die Stammesgeschichte ist überaus reich an Beispielen, die zeigen, wie irgendeine Bildung mehrmals im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung erreicht wird. Unsere Entdeckung zeigt, daß auch innerhalb einer ganz kleinen Gruppe dasselbe Gesetz in Erscheinung treten kann, das bei der Ausgestaltung großer Stämme eine solch bedeutende Rolle gespielt hat und dem es größtenteils zu verdanken ist, daß das Bild des Organismenreiches in so bunter Mannigfaltigkeit strahlt.

Die Terediniden haben es sogar verstanden, den Verschuß der oberen Öffnung des Palettenblattes noch auf eine dritte Weise zu erreichen.

Das letzte Subgenus von *Teredo*, das uns noch übrig bleibt, hat von BARTSCH den Namen *Lyrodus* bekommen. Wenn man eine *Lyrodus*-Palette von der Außen- oder Innenseite betrachtet, so unterscheidet sie sich, abgesehen von den etwas langen Seitenfortsätzen, nicht von einer *navalis*-Palette. Schaut man aber auf die Seite, so sieht man, wie die Außen- und Innenseite des Blattes sich an ihrem oberen Ende aneinandergelegt haben und die Öffnung verschließen. Es ist ganz zweifellos, daß der Weg zu dieser Palette ebensowenig über *Teredo affinis* DESHAYES führt, wie der zu *Psiloteredo* oder *Teredora*. Sie dürfte unverzüglich aus der *navalis*-Palette hervorgegangen sein.

Wir sehen also von der Palette von *Teredo* s. str. (worunter wir die *navalis*-Palette verstehen!) zwei Entwicklungslinien ausgehen. Die eine führt über *Teredo affinis* DESHAYES zu *Teredops*, die andere direkt zu *Lyrodus*. Wie eingangs erwähnt, wollen wir uns die endgültige Aufstellung des Stammbaumes für den Schluß vorbehalten.

Die Palette von *Teredo affinis* DESHAYES bezeichne ich als „*Bicornia*“-Palette, eine Bezeichnung, die wiederum keinen Anspruch auf irgendwelche systematische Bedeutung erhebt, sondern nur zwecks kurzer und eindeutiger Charakterisierung gewählt worden ist. Übrigens dürfte es wohl kaum so weit kommen, daß man die Tiere mit *Bicornia*-Paletten zu einer Untergattung zusammenfaßt. Die Abbildungen MILLERS zeigen neben typischen Formen mit weit in die Mitte gerückten Seitenfortsätzen auch noch Stücke, die sich nur wenig von der eigentlichen *navalis*-Form entfernt haben. Mehr noch als bei *Microvexillum* tritt bei *Bicornia* der Charakter einer Übergangsform zutage.

Zu Ende unserer Aufzählung der rezenten Palettenformen müssen noch die Paletten von *Bactronophorus* erwähnt werden, die von so eigentümlicher Gestalt sind, daß sie mit Recht den Anlaß zur Aufstellung einer neuen Gattung gaben.

Ich habe von *Bactronophorus* noch niemals eine Palette zu Gesicht bekommen und muß mich ganz auf das beschränken, was den Beschreibungen und Abbildungen anderer Autoren zu entnehmen ist. Allerdings sind diese Beschreibungen nicht so ausführlich und eindeutig wie die der bisher besprochenen Palettenformen, so daß es nicht möglich ist, ein für unsere Zwecke einwandfreies und brauchbares Ergebnis zu gewinnen.

Die Paletten von *Bactronophorus* bestehen aus einem verhältnismäßig langen Stiel und einem sehr kleinen Blatt, das breiter als lang ist. Aus der Höhlung des Blattes erhebt sich eine schlanke Keule von gleichfalls kalkiger Natur, die wir einmal kurz als sekundäres Blatt bezeichnen wollen. Das kleine, dem Palettenstiel aufsitzende Blatt, also das ursprüngliche primäre Blatt, ähnelt in seiner Form dem von *Teredo* s. str., das sekundäre Blatt wird jedoch sonst bei keinem der heute noch lebenden Schiffsbohrwürmer angetroffen.

Bezüglich der Struktur und Herkunft der beiden Blätter lassen sich verschiedene Möglichkeiten anführen.

1. Das primäre Blatt entspricht dem untersten Palettengliede von *Bankia* s. str.

2. Das primäre Blatt besteht aus mehreren miteinander verschmolzenen Gliedern (wie die *Teredo*-Palette).

3. Das sekundäre Blatt stellt den verlängerten, nachträglich verdickten und veränderten Palettenstiel dar.

4. Das sekundäre Blatt besteht aus verschmolzenen und stark veränderten ursprünglichen Einzelgliedern.

Wie gesagt, läßt sich dies alles auf Grund der Abbildungen und Beschreibungen nicht entscheiden. Wenn wir am Schlusse unserer stammesgeschichtlichen Betrachtungen *Bactronophorus* doch mit einbeziehen, so geschieht dies lediglich der Vollständigkeit halber. Allerdings werden wir dann mehrere Stammbaumskizzen entwerfen müssen, Skizzen, von denen natürlich nur eine den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen kann. Aufgabe zukünftiger Untersuchungen ist es, auf Grund eingehenden Studiums der Palette, die allein richtige herauszufinden.

Somit haben fast alle Palettenformen ihre Behandlung erfahren, mit Ausnahme von solchen, die, obgleich sie Anlaß zur Aufstellung von Untergattungen gegeben haben, sich trotzdem ohne Mühe in eine der bestehenden Formengruppen einreihen lassen, für unsere Frage also nunmehr bedeutungslos geworden sind. Wir werden allerdings bei unseren endgültigen Schlußfolgerungen die eine oder andere hier nicht genannte Form noch etwas eingehender zu betrachten haben. Es handelt sich da um Formen, die, ähnlich wie *Bactronophorus*, noch keine genügende Deutung zulassen, nichtsdestoweniger aber nach eingehender Untersuchung für die Stammesgeschichte von Wichtigkeit werden können.

Es wäre zweifellos übereilt, auf Grund der Betrachtung der rezenten Palettentypen phylogenetische Schlußfolgerungen zu ziehen. Wir müssen uns erst noch fragen, was uns die Paläontologie und die Zoogeographie zu unserem Problem zu sagen haben.

Wir haben uns sowohl bei der flüchtigen Betrachtung der rezenten Palettenformen, als auch bei der eingehenden Untersuchung über den Bau und das Wachstum der Paletten von *T. navalis* und *B. capensis* stets die Frage vorgelegt, welche Bedeutung besitzt diese oder jene Bildung für das Leben des Schiffsbohrwurmes? Ausgehend von dem Gedanken, daß alle Morphologie nur ein geistloses Nebeneinander stumpfsinnig aufgezählter Befunde ist, wenn sie nicht mit dem eigentlichen biologischen Geschehen in Zusammenhang gebracht wird, haben wir jedes neue Merkmal auf seine funktionelle Bedeutung hin geprüft und sind dabei zu manchem interessanten Ergebnis gekommen.

Bei der Betrachtung der verschiedenen Palettenformen sind wir allerdings auf eine Schwierigkeit gestoßen, die wir bei ihrem Auftreten mit ein paar Worten abtaten, um die Einheitlichkeit des Kapitels nicht zu stören, die wir aber nun am Schlusse behandeln müssen.

Erinnern wir uns einmal daran, was wir über die Bedeutung der Seitenfortsätze und über deren Verschwinden feststellten.

Bei unseren Untersuchungen über die Palette von *T. navalis* kamen wir zu dem Schluß, daß die Aufgabe der distalen Endspitzen des Palettenblattes sicherlich darin besteht, die Palette beim Ausstoßen an der Mündung der Wohnröhrenöffnung festzuhalten, zu verhindern, daß sie aus der Wohnröhre herausschlüpft und einen Verschluß illusorisch macht. Die Paletten vom *Bankia*- und *Nausitora*-Typus können die Endspitzen entbehren, da sie gegen die Basis zu immer breiter werden, wodurch ein Entweichen unmöglich wird. Für die *Teredo*-Paletten dagegen sind die distalen Endspitzen eine Notwendigkeit, denn die Blätter dieser Paletten sind gleichbreit, wenn nicht an der Basis schmaler.

Nun lernten wir schon verhältnismäßig frühzeitig Palettenformen kennen, die trotz gleichbleibender Blattbreite zusammen mit der oberen Höhlung auch die Seitenfortsätze verloren hatten. Dies konnten wir bereits bei *Psiloteredo* und *Teredora* feststellen. Wir trösteten uns damals mit dem Gedanken, daß einem phylogenetischen Fortschritt nicht unbedingt ein biologischer Fortschritt gleichkommen muß. Diese Vermutung konnte anfänglich ruhig aufrecht erhalten werden. *Psiloteredo* und *Teredora* stellen kleine, schon an der Basis des Stammbaumes abgewigte Gruppen dar, die für den großen stammesgeschichtlichen Verlauf unbedeutend sind, und wir konnten uns dem Gedanken hingeben, daß es sich hier um ein Experiment gehandelt haben mag, ein Experiment mit allerdings negativem Resultat wie wir es oft in der Stammesgeschichte beobachten und welches manchmal schon große Gruppen hat entstehen lassen. Man denke nur an die Spongien. Nun haben aber alle diese negativen Experimente der Natur ein charakteristisches Merkmal: sie werden nur einmal unternommen. Wir sehen aber, wie innerhalb einer so winzig kleinen Gruppe, wie sie die Terediniden darstellen, das Experiment mehrere Male unternommen wird. Wohl ist der Entwicklungsgang anders, aber das Resultat ist immer das gleiche. Immer wieder finden wir Formen, die ihre Seitenfortsätze verloren haben, oder deren distale Endspitzen eine solche Stellung aufweisen, daß sie gar nicht mehr als Widerhaken in Betracht kommen, also vollkommen bedeutungslos geworden sind.

Dieser Tatsache können wir nun nicht mehr so einfach aus dem Wege gehen, wie wir das beim erstmaligen Auftreten taten, sondern wir werden jetzt ernstlich darauf hingewiesen, daß der Verlust der Seitenfortsätze doch in einem biologischen Zusammenhang stehen muß.

Eine Betrachtung der allgemeinen Form der Paletten weist uns einen Weg.

Die Palette von *T. navalis* zeigt auf dem Querschnitt eine kreisbogenförmige Außenseite und eine gerade Innenseite. Wenn sich zwei Paletten mit ihren Innenseiten aneinanderlegen, dann entsteht ein zylinderförmiges Gebilde, ein Stopfen, der beim Verschluß in das sich nach außen zu mehr und mehr verengende Wohnröhrende hineingeschoben wird.

Es gibt aber auch Terediniden, deren Wohnröhre nicht eine, sondern zwei nebeneinandergelegene Öffnungen zeigt. Diese beiden Öffnungen kommen auf die Weise zustande, daß nicht nur der hintere Mantelabschnitt, sondern auch die Siphonen Kalk abscheiden. Wenn Tiere mit derartigen Wohnröhren eine Störung erfahren und sich gegen die Außenwelt abschließen wollen, dann müssen sie also statt einer, zwei Öffnungen verschließen. Da aber nur zwei Paletten vorhanden sind, so können diese nicht wie bei *Teredo* zu einem Verschlußstopfen zusammentreten, sondern sie müssen getrennt bleiben, und jede einzelne Palette muß eine Röhre verschließen.

Es ist nun selbstverständlich, daß die Paletten in diesem Falle eine andere Form haben müssen, um einen einigermaßen vollständigen Verschluß zu erreichen. Wenn der Querschnitt zweier aneinanderliegender Paletten von *T. navalis* einen Kreis zeigt, so muß bei denjenigen Terediniden, die eine Doppelöffnung in ihrer Wohnröhre haben, der Querschnitt einer jeden Palette dem einer von den Siphonen abgeschiedenen Kalkröhre gleich sein. Mit anderen Worten: jede Einzelpalette muß die Gestalt einer Keule haben.

Wenn wir nun die dem Genus *Teredo* angehörigen Paletten auf ihre Gestalt hin untersuchen, so stellt sich heraus, daß gerade diejenigen Paletten, die keine Seitenfortsätze mehr besitzen, in der Tat eine mehr oder weniger keulenförmige Gestalt aufweisen. Es sind dies *Teredora*, *Psiloteredo*, *Teredops* und *Bicornia*. *Bicornia* besitzt wohl noch Seitenfortsätze, doch sind diese, wie wir ja schon sagten, bedeutungslos geworden. Ich weiß nicht, ob die Träger dieser Paletten-

formen tatsächlich eine zweiröhrige Wohnröhrenöffnung besitzen. Wie meist, läßt uns die Literatur auch hier im Stich. Aber ich glaube, daß man mit Bestimmtheit annehmen kann, daß sich die Wirklichkeit unseren Forderungen gemäß verhält.

Bei *Lyrodus* ist die obere Höhlung des Palettenblattes ebenfalls geschlossen, aber die Seitenfortsätze sind trotzdem erhalten, ja sie sind sogar deutlicher ausgebildet als bei allen anderen Angehörigen des Genus *Teredo*. Die *Lyrodus*-Palette hat aber fast dieselbe Form wie die von *T. navalis* und wir können annehmen, daß auch sie, bzw. ein Palettenpaar, eine einfache Wohnröhrenöffnung zu verschließen hat.

Es braucht also der Verschuß der oberen Höhlung des Palettenblattes nicht unbedingt mit einem Verlust, oder mit dem Unbrauchbarwerden der Seitenfortsätze Hand in Hand zu gehen, bei den keulenförmigen Paletten aber ist es der Fall. Dies führt uns zu der Annahme, daß bei den letztgenannten Palettenformen die Seitenfortsätze tatsächlich keine biologische Bedeutung mehr haben. Zweifellos hängt dies mit dem andersartigen Verschuß zusammen. Es ist denkbar, daß die rauen Kalkstopfen, wie sie die Paletten ja darstellen, in der ebenfalls rauen Röhre genügend Widerstand finden, um nicht herauszurutschen. Schließlich haben uns diese Überlegungen wieder einmal gezeigt, wie herzlich wenig Positives wir über die Familie der Terediniden eigentlich wissen, bzw. mit welchem geringem biologischen Verständnis die meisten bisherigen Beobachtungen gemacht wurden, Beobachtungen, denen man es von vornherein anmerkt, daß ihnen keine bestimmte, exakte Fragestellung vorausgegangen ist.

Wenden wir uns jetzt zur Paläontologie und sehen wir zu, inwieweit sie für unsere stammesgeschichtlichen Fragen von Bedeutung ist.

2. Die Bedeutung der fossilen Terediniden für die Stammesgeschichte.

Obwohl schon frühzeitig fossile Teredinidenreste entdeckt wurden und heute eine stattliche Anzahl von Funden vorliegt, so geben uns diese Fossilien doch recht wenig Aufschluß über die Stammesgeschichte der Schiffsbohrwürmer.

Die Mehrzahl der Funde stellt nämlich nichts weiter dar als versteinerte Bohrgangausfüllungen. Treibhölzer, die mit Terediniden besiedelt waren, gelangten nach dem Tode ihrer Bewohner in Sand und Schlamm. Die abgestorbenen Terediniden verwesten, wie alle Mollusken, sehr rasch und machten dem eindringenden Schlamm den Weg frei, der oftmals die Röhren vollkommen ausfüllte. Die Abb. 81 und 82 zeigen, wie rasch das gehen kann. Sie stellen kleine Treibholzstücke dar, die an der deutschen Nordseeküste gesammelt wurden, und, wie die in den Röhren befindlichen Paletten bewiesen, von *T. navalis* besiedelt worden waren. Obwohl die Stücke erst vor kurzer Zeit angeschwemmt sein konnten, denn es befanden sich noch verwesende Weichteile darin, sind einige Röhren doch schon fast vollkommen mit dem feinen Küstenschlamm ausgefüllt. Unter günstigen Umständen verhärtet der Schlamm zu einem festen Kern, der späteren zerstörenden Faktoren, denen das Holz zum Opfer fällt, trotzen kann. So finden wir heute nicht selten in Meeressanden oder eingebacken in andere Sedimentgesteine, wurmförmige Steinkerne ohne weitere Spuren von Holz oder anderen organischen bzw. vom Organismus erzeugten Produkten.

Gelegentlich kam es auch vor, daß das Holz verkieselte und einige Bohrgänge, ja, unter Umständen sogar einige Schalen in fast ursprünglicher Ausbildung erhalten blieben. Diese Fälle, von denen wir im weiteren Verlaufe unserer Darstellung einen kennen lernen werden, sind jedoch sehr selten und meines Wissens ist bis jetzt nur ein einziges Fossil bekannt geworden, das auch eine Palette zeigt. Die Aussicht auf weitere Funde fossiler Paletten ist äußerst gering, wenn man

bedenkt, daß diese Gebilde, sowohl ihrer topographischen Lage als auch ihres Aufbaues wegen, einer Erhaltung kaum zu überwindende Schwierigkeiten in den Weg stellen. Die Paletten befinden sich am Hinterende des Teredinidenkörpers, direkt an der Öffnung der Wohnröhre, und fallen nach dem Tode und der rasch folgenden Zersetzung des Weichkörpers ins Wasser, während das Holz weitergetrieben wird. Im Wasser werden die Paletten zweifellos rasch zerstört. Es ist im Hinblick auf die Lebensweise der Terediniden am wahrscheinlichsten, daß die



Abb. 81.



Abb. 82.

Abb. 81 und 82. Treibholz, das von *Teredo navalis* L. besiedelt war. Die Bohrgänge sind zum Teil mit Schlamm ausgefüllt. Vergr. $\frac{1}{2}\times$.

Paletten in Küstennähe bleiben und der Brandung zum Opfer fallen. Abgesehen davon, werden sie bei längerem Verweilen im Wasser, auch ohne das Hinzutreten mechanischer Zerstörungsfaktoren, auf Grund der chemisch-physikalischen Beschaffenheit ihres Kalkes aufgelöst. Sollte sie jedoch ein glücklicher Zufall unverletzt in irgendwelche Sedimente bringen, so genügt einmal geringe Bewegung des umhüllenden, noch feuchten Materiales, ein andermal nur mäßiger Druck darüberliegender Schichten, um die weiche Kalzitmasse zu zerstören. Zumal die *Bankia*-Paletten, die selbst bei frisch gesammelten rezenten Tieren leicht in ihre Einzelglieder zerfallen, sind zur Fossilisation fast genau so wenig geeignet wie die Weichteile.

Nun wissen wir aber aus den vorangegangenen Kapiteln zur Genüge, daß es gerade die Paletten sind, die wir zu systematischen und stammesgeschichtlichen Studien benötigen, und wenn wir schon mit den Schalen nicht viel anfangen können, so sagen uns die Bohrgänge, zumal die versteinerten Ausfüllungen der Bohrgänge noch viel weniger.

Soviel ist also jetzt schon zu ersehen, daß uns die Paläontologie keine Formen liefern kann, die wir in den Stammbaum einreihen und zu den rezenten Terediniden in Beziehung setzen können. Nichtsdestoweniger vermag uns die Paläontologie über eine andere stammesgeschichtliche Frage Aufschluß zu geben. Wir wollen sehen, ob sie in der Lage ist, uns zu sagen, wann die Terediniden zum ersten Male aufgetreten sind, damit wir uns über das Alter der Familie ein Bild machen können. Eine derartige Altersbestimmung ist oft von großem stammesgeschichtlichen Wert, indem sie manche bislang unverständliche Erscheinung einer Erklärung näher führt.

Bekanntlich ist bei der Beurteilung des geologischen Alters eines Fundes eine nicht zu unterschätzende Vorsicht am Platze. In unserem Falle ist diese Vorsicht sozusagen zu verdoppeln, da die diesbezüglichen Fehlerquellen bei den fossilen Terediniden zahlreicher sind als bei den sonstigen Fossilien.

Natürliche Fälschungen gewöhnlicher Art kommen in der Paläontologie ja häufig vor, indem durch postmortale Verfrachtung organische Reste irgendwelcher Art in andere Regionen gelangen und nun mit anderen, ihnen ursprünglich fremden Sedimenten zur Ablagerung gelangen (Süßwassertiere in Meeressedimente und umgekehrt). Die Fehlerquelle wird bei *Teredo* nun noch dadurch vergrößert, daß die von den Bohrwürmern besiedelten Treibhölzer noch zu Lebzeiten des Tieres von irgendwelchen Meeresströmungen verfrachtet, und so in fremde Gebiete transportiert werden können, in denen sie nicht zu leben und sich zu entwickeln vermögen, in denen sie aber, zusammen mit den dort heimischen Organismen fossil werden können. Wir kennen aus der Gegenwart genug Beispiele, wo *Bankia*-Arten durch den Golfstrom bis zur Westküste von England getrieben wurden, also in Meere, in denen ihnen ein gedeihlicher Aufenthalt oder gar eine Fortpflanzung ganz unmöglich ist.

Meines Wissens stammen die ältesten Teredinidenfunde aus der oberen Kreide. So hat WANNER (1883—1903) in der obersten Weißen Kreide der lybischen Wüste (Afrika) Steinkerne von Bohrgängen gefunden, die er als *Teredo* sp. bezeichnet. QUAAAS (1883—1903), der die Fauna der gleichen Örtlichkeit bearbeitete, entdeckte gleichfalls Steinkerne von Teredinidenröhren, die er mit den von WANNER (l. c.) beschriebenen für identisch erklärt.

HOLZAPFEL (1888) beschreibt zwei Terediniden aus der Aachener Kreide. Die eine Art, *Teredo grandis*, zeichnet sich durch dicke, die andere, *Teredo voracissima*, durch dünnere, schlankere Steinkerne aus. Bei der zuletzt genannten Art fanden sich auch Steinkerne der Schalen, womit die Zugehörigkeit dieser Gebilde zu den Terediniden über allen Zweifel erhoben ist.

Den bei weitem interessantesten Fund beschreibt jedoch WETZEL (1911—1912).

Es handelt sich um ein verkieseltes Holz, das der Verfasser unter dem Geschiebmaterial einer oberen Grundmoräne gelegentlich des Baues der Holtenauer Schleusen (Erweiterungsbauten des Kaiser-Wilhelm-Kanals) fand. Dieses Stück Treibholz war mit Terediniden-Wohnröhren durchzogen, die zum Teil eine Ausfüllung aufwiesen, zum Teil jedoch nur einen mehr oder weniger dicken Belag der inneren Wände zeigten. In den Bohrgängen wurden auch verkieselte Schalen gefunden, ja, stellenweise ist sogar der Weichkörper verkieselt, und verschiedene, auf Querschliffen zutage getretene Hohlräume sind von WETZEL als Darmlumina usw. angesprochen worden. Besonders interessant ist die Tatsache, daß die Kalk-

auskleidung der inneren Wohnröhrenwände teilweise noch erhalten ist, ja, manchmal sogar kaum eine mineralische Änderung erfahren hat. Eine mikroskopische und vor allem polarisationsmikroskopische Untersuchung ließ deutlich die Kalzitpfeiler erkennen, aus denen auch die Wohnröhrenbekleidung der heutigen Terediniden besteht.

Von größter Bedeutung für unser Problem ist aber die Tatsache, daß WETZEL eine Art- und Altersbestimmung des verkieselten Treibholzes ausführen konnte. Nach seiner Diagnose handelt es sich um ein Stammstück eines senonen Lauraceenbaumes, das ins Meer gelangte, von Terediniden besiedelt wurde und im Balticum zur Ablagerung kam. Später wurde es mit der Grundmoräne eines Gletschers nach Süden zu verfrachtet.

In der Tertiärzeit, der auf die Kreidezeit folgenden Epoche der Erdgeschichte, sind Teredinidenreste in fast allen Meeresablagerungen und meines Wissens auf fast allen Kontinenten gefunden worden. Die überwiegende Mehrzahl aller Funde beschränkt sich auch hier leider nur auf die Steinkerne ehemaliger Wohnröhren. Die wenigen Stücke, bei denen noch eine Schale, ein Abdruck oder ein Steinkern der Schale erhalten ist, lassen erkennen, daß die Schalen der tertiären Terediniden ebenso wie die der cretacischen sich in nichts von den Schalen der rezenten Terediniden unterscheiden. BROWN und PILSBRY (1911) bilden die Innenseite des vorderen Teiles einer Schale von *Teredo dendrolestes* ab, an der sogar die Apophyse noch deutlich zu erkennen ist.

Es ist für unsere Frage zwecklos, alle bis jetzt bekannt gewordenen Teredinidenreste zu erwähnen; ein Fundstück sei jedoch noch angeführt, da es durch eine erhalten gebliebene Palette besondere Bedeutung gewinnt.

Es handelt sich um einen Wohnröhrenkern, an dessen Ende eine Palette sichtbar ist, der von COSSMANN und PEYROT (1914) als *Teredo sauctatsensis* BENOIST bestimmt wurde. Sowohl die der Abhandlung beigelegte Figur, als auch die Beschreibung lassen unzweideutig erkennen, daß es sich um eine Palette vom *Teredo*-Typus handelt.

COSSMANN und PEYROT schreiben dazu: „Cette palette se compose d'un pédoncule assez court et bifourqué, dont les branches encadrent une palmule un peu convexe sur laquelle on aperçoit des ramifications peu distinctes.

Néanmoins, tel qu'il se compose en médiocre état de conservation, cet échantillon est très intéressant car il semble démontrer que *Teredo sauctatsensis* BENOIST possédait une palette simple, non articulée, comme *Teredo norvegica* SPENGLER et que, par suite, ce serait un *Teredo* s. str.“

Die Bezeichnung *Teredo* s. str. wird von COSSMANN und PEYROT nicht auf das BARTSCHsche Subgenus bezogen, sondern auf das Genus *Teredo*. Dies war nötig, weil man damals (die Arbeit erschien 1914) sozusagen noch gar kein eigentliches System der Terediniden aufgestellt hatte und häufig jeden Schiffsbohrwurm einfach als *Teredo* bezeichnete, einerlei ob er nun kompakte oder gefiederte Paletten besaß.

Das Stück stammt aus dem oberen Aquitanien von Thil (Léognan).

Aus der Beschreibung geht hervor, daß die Autoren sich über die Bedeutung ihres Fundes vollkommen klar sind, zumal der letzte Satz, der auf die Systematik hinzielt, enthält bereits eine, ich möchte sagen latente Kritik der Systematik der fossilen Terediniden.

Wie wir bereits wissen, basiert die weitaus größte Mehrzahl der Beschreibungen und Benennungen fossiler Terediniden einzig und allein auf den versteinerten Ausfüllungen der Bohrgänge. Es soll nicht bestritten werden, daß die Form der Bohrgänge bei der Charakterisierung einer Art mit herangezogen werden kann, haben wir doch selbst kürzlich erfahren, daß es Terediniden gibt, die eine doppelte

Wohnröhrenöffnung aufweisen. Aber es wird schwierig, um nicht zu sagen unmöglich sein, eine Art nur auf die Wohnröhren zu basieren. Auch dürfte es schwer sein, wirklich konstante und brauchbare Unterschiede zu finden, da wir ja nicht wissen, inwiefern diese oder jene Verschiedenheit, die wir vielleicht als spezifisch anzusehen geneigt sind, durch variable äußere Faktoren, als da sind Alter und Größe des Tieres, strukturelle Beschaffenheit der betreffenden Holzsorte usw. bedingt ist. Es erscheint mir mehr als gewagt, wenn zum Beispiel HOLZAPFEL die ihm zur Untersuchung vorliegenden, vom selben Fundort stammenden Steinkerne zwei Arten zuteilt, nur weil die einen dick, die anderen dünn sind, das heißt mit anderen Worten, die einen von großen, die anderen von kleinen Röhren stammen. Wie kommt er dazu, in dieser Verschiedenheit eine artliche zu erblicken, wo es sich doch genau so gut um eine Alterserscheinung handeln kann? Die Abb. 81—83 zeigen Treibholzstücke, die alle an der deutschen Nordseeküste gesammelt wurden und nur von *T. navalis* bewohnt waren. Die Röhren zeigen in Größe und Anordnung ein stets wechselndes Bild.

Vor allem ist es unmöglich, allein auf Grund der Wohnröhre oder gar des Steinkernes festzustellen, ob ein dem Genus *Bankia* oder *Teredo* angehöriger Schiffsbohrwurm als Verfertiger in Betracht kam, und man begreift, warum COSSMANN und PEYROT (l. c.) ihren Fund so sehr betonen. Ja, man kann ohne Übertreibung hinzufügen, daß es sich um das erste und einzige Teredinidenfossil handelt, das überhaupt den Gattungsnamen *Teredo* mit Recht verdient. Alle übrigen Funde, selbst diejenigen, die Schalenreste oder Abdrücke bzw. Steinkerne von Schalen zeigen, können streng genommen nicht als *Teredo* bezeichnet werden.

Man wird einwenden, daß von einem solch rigorosen Standpunkt aus eine Systematik fossiler Formen überhaupt nicht möglich sei, aber ich bin der Ansicht, daß wir mit unseren systematischen Begriffen vorsichtig und sozusagen respektvoll umgehen müssen. Wenn ein Name zur Bezeichnung einer systematischen Kategorie herangezogen worden ist, dann darf er eben nur zur Bezeichnung solcher Formen Verwendung finden, die tatsächlich zu der betreffenden Kategorie gehören, und nicht wie ein Vulgärname gebraucht werden.

Wir wollen mit dieser Kritik unsere Übersicht über die fossilen Terediniden beschließen und uns nun der Frage zuwenden, inwieweit die Paläontologie uns bei der Enträtselung der stammesgeschichtlichen Probleme behilflich sein kann.

Die ersten Teredinidenreste treten in der oberen Kreide auf. Hiermit ist jedoch noch lange nicht gesagt, daß die Terediniden selbst sich zu dieser Zeit aus der



Abb. 83. Treibholz, das von Terediniden besiedelt war. Mit großen und kleinen Bohrgängen. Vergr. $\frac{1}{2} \times$.

Gruppe der Lamellibranchier herausdifferenziert haben müssen. Die Paläontologie hat in Gemeinschaft mit der Zoologie im Laufe ihrer historischen Entwicklung oftmals den Indizienbeweis führen können, daß das erste Auftreten eines Fossils durchaus nicht mit dem tatsächlichen erstmaligen Erscheinen der durch das Fossil repräsentierten Tiergruppe zusammenfällt. In unserem Falle erscheint die Herausbildung der Terediniden aus der Gruppe der Lamellibranchier in der oberen Kreide so gut wie ausgeschlossen, da die betreffenden obercretacischen Funde (ich erinnere an das Kieselholz WETZELS) Schalen aufweisen, die sich in nichts von denen der heutigen Terediniden unterscheiden. Es lebten also bereits während der oberen Kreide Terediniden, die den heutigen Vertretern dieser Familie prinzipiell gleich sind, so daß wir notwendigerweise eine vor der oberen Kreide gelegene erdgeschichtliche Epoche als Entstehungszeit der Terediniden in Anspruch nehmen müssen.

Welche der vorcretacischen Epochen dies jedoch sein mag, darüber lassen sich nur Vermutungen aussprechen.

Einen Fingerzeig mag uns die spezielle Lebensweise der Terediniden geben. Die Terediniden sind an das Vorhandensein von Hölzern gebunden, die ihnen sowohl zum Schutze als auch (wie neuerdings unzweifelhaft festgestellt wurde) teilweise zur Nahrung dienen. Bringt man Terediniden mitsamt dem von ihnen besiedelten Holzstück in ein kühles, gut durchlüftetes Seewasseraquarium, so kann man sie monatelang am Leben halten. Isolierte Tiere sterben nach höchstens 14 Tagen ab, selbst wenn das Wasser reichlich Plankton enthält. Abgesehen davon würden die schutzlosen nackten Tiere unter natürlichen Verhältnissen sehr bald ihren Feinden erliegen. Nach LAMY (1926) sollen die Terediniden, wenn sie ihre Wohnhölzer total zerstört haben, frei im Sande weiterleben. Er schreibt an der diesbezüglichen Stelle: „Lorsque le bois qui renferme le Taret a été détruit par putréfaction, le Mollusque continue à vivre dans le sable et épaissit beaucoup son tube. Ce fait que le Taret peut vivre hors du bois prouve l'inutilité du genre *Septaria* LAMARCK (*Kuphus* GUETTARD) créé pour une forme alliée qui ne perfore pas le bois, mais se terre dans le sable et qui se construit un tube semblable.“

Entgegen der LAMYSchen Ansicht bin ich der Meinung, daß es doch wohl nur in den seltensten Fällen vorkommen mag, daß die für gewöhnlich auf Holz angewiesenen Terediniden frei leben. Die Störung in der Lebensweise ist meiner Ansicht nach eine zu starke, um von dem Tiere ohne empfindlichen Schaden ertragen zu werden. Auf jeden Fall ist es völlig unangebracht, deshalb das Genus *Kuphus* aufzugeben. Wenn man sich überlegt, daß alle Terediniden mit der einzigen Ausnahme von *Kuphus* im Holze leben, so muß *Kuphus* schon allein auf Grund seiner Lebensweise eine Sonderstellung einnehmen, ganz davon abgesehen, daß er sich auch sonst (soweit Reste überhaupt bekannt sind) von den übrigen Terediniden unterscheidet.

Es ist zweifellos, daß die Terediniden von Mollusken abstammen, die *nicht* im Holze lebten, sobald sie aber einmal ihre charakteristische Gestalt und ihre veränderten Schalen hatten, kurz, sobald sie echte Terediniden waren, werden sie wohl zu ihrer heutigen Lebensweise übergegangen sein.

Wir werden in der Erdgeschichte also erst dann Terediniden erwarten können, wenn wir die ersten Hölzer auftreten sehen. Nun kennen wir bereits aus dem Silur Lepidophyten, die eine stattliche Größe aufwiesen, und deren Stämme zweifellos holzigen Charakter hatten. Sieht man von der Vermutung ab, daß diese Hölzer ihrer Struktur wegen vielleicht wenig zur Besiedlung geeignet waren, so spricht auf jeden Fall der ganze „Stand“ der silurischen Molluskenfauna gegen die Annahme, daß die Terediniden schon zu so früher Zeit entstanden sein sollten.

Auch die Tatsache, daß im Carbon, das doch wohl die meisten fossilen Pflanzen geliefert hat, auch nicht die Spur eines Teredinidenrestes gefunden wurde, läßt die soeben ausgesprochene Vermutung an Wahrscheinlichkeit gewinnen, daß die Terediniden auf echte Hölzer angewiesen sind.

Letztere treten erst im Perm auf, wo Ginkgophyten und andere, heute noch stellenweise als Überbleibsel erhaltene Koniferen in vielen Resten gefunden wurden. Die Molluskenfauna des Zechsteinmeeres spricht allerdings noch gegen ein Auftreten der Terediniden, doch muß immerhin gesagt werden, daß von seiten der Pflanzenwelt einer Entstehung und Entwicklung der Terediniden von nun an nichts mehr im Wege stand.

Während der Trias- und Jurazeit machte die Entwicklung der Pflanzenwelt bedeutende Fortschritte, doch scheinen diese Zeiten, die unter den Weichtieren die Cephalopoden und unter den Wirbeltieren die Reptilien so auffällig bevorzugten, einer Entwicklung und Differenzierung des Lamellibranchierstammes weniger günstig gewesen zu sein. Aber noch ein anderer Umstand läßt unsere Ansicht, daß die Terediniden in der Jura- und Kreidezeit noch nicht vorhanden waren, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Der Fossilreichtum der Juraschichten ist jedem Laien bekannt, auch erfreuen sie sich dank ihrer ungestörten Lagerung einer intensiven Bearbeitung. Wir sind heute so weit, daß wir getrost behaupten können, einen guten Überblick über die Fauna des Juras zu haben. Es wäre ein kaum glaublicher Zufall, wenn in den Jurameeren Terediniden gelebt hätten, von denen auch nicht die Spur auf uns gekommen wäre.

Somit wären wir wieder bei der Kreidezeit angelangt, und es ist über die Maßen erstaunlich und auffällig, daß mit dem Auftreten der Terediniden jene entscheidende Veränderung im Pflanzenbild der Erde eintritt, die den Geologen und Paläontologen schon frühzeitig auffiel. In der Kreidezeit verschwinden alle jene alttümlichen Pflanzenformen bis auf kleine Reste und machen einer Flora Platz, die im wesentlichen unserer heutigen gleicht. Die Nadel- und vor allem die Laubhölzer beginnen sich zu ungeahnter Blüte zu entwickeln. Es ist wohl mehr als ein Zufall, daß gerade in dieser Zeit die ersten Terediniden auftreten, und die Annahme, daß zu Beginn der Kreide, vielleicht an der Grenze zwischen Jura und Kreide die Terediniden ihren Ursprung nehmen, dürfte wohl nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen sein.

Wenn wir uns auf den Boden des Neodarwinismus stellen, der eine langsame unmerkliche Veränderung der einzelnen Formen ablehnt und eine sprungweise, durch verhältnismäßig große Mutationen bedingte Entwicklung der einzelnen Stämme und Gruppen annimmt, dann darf uns auch das Auftreten „fertiger“ Terediniden gegen Ende der Kreidezeit nicht weiter wundernehmen. Auch läßt sich bei einer Tiergruppe, die eine so spezielle Lebensweise wie die Terediniden führt, kaum annehmen, daß sie sich langsam und allmählich herangebildet hat; im Gegenteil, ich halte einige wenige, aber bedeutende Mutationen zur Entstehung solcher Spezialisten für unbedingt erforderlich. Eine absolut glatte und normal gestaltete Lamellibranchierschale, wie sie die larvale Teredinidenschale darstellt, kann sich nicht *allmählich* zu einem bohrfähigen Werkzeug umgestalten. Schon die Anlage der ersten brauchbaren schneidenden Kanten setzt meines Erachtens einige bedeutende Mutationen voraus.

Soweit klingt die Sache recht plausibel, es existiert aber noch eine Schwierigkeit, die sich unserer Annahme hindernd in den Weg stellt.

Die am frühesten in der Erdgeschichte auftretenden Terediniden, also die ober-cretacischen, zeigen bereits eine enorme Verbreitung. An den verschiedensten, meilenweit voneinander entfernten Örtlichkeiten sind fossile Schiffsbohr-

würmer der oberen Kreide gefunden worden. Wir erinnern uns, daß WANNER und QUAAS Bohrgangkerne in der Lybischen Wüste (Afrika) fanden, HOLZAPFEL und WETZEL entdeckten gleichaltrige Reste in Deutschland. Das von WETZEL beschriebene Kieselholz stammt zweifellos aus noch weiter nördlicheren Regionen, und viele Paläontologen haben aus der oberen Kreide Englands Terediniden beschrieben. Ja sogar aus Skandinavien, Island und Grönland sind gleichaltrige Funde beschrieben worden.

Eine derartige, verhältnismäßig kurz nach der Entstehung stattfindende Verbreitung findet jedoch ihre ungezwungene Erklärung wiederum in der Lebensweise der Terediniden. Während die übrigen Lamellibranchier wohl eine verhältnismäßig lange Zeit zu ihrer Verbreitung benötigten, konnte der Transport der Terediniden in Treibhölzern — geologisch gesprochen — augenblicklich erfolgen.

Mit dieser Überlegung haben wir bereits all das ausgeschöpft, was uns die Paläontologie zwecks Aufhellung der Stammesgeschichte der Terediniden zu bieten vermag. Zur rascheren Orientierung seien die Ergebnisse nochmals kurz zusammengefaßt:

1. Die ersten Reste fossiler Terediniden treten bereits in der oberen Kreide auf. Sie unterscheiden sich nicht wesentlich von den rezenten.

2. Teredinidenreste aus dem Tertiär finden sich auf der ganzen Erde. Das Genus *Teredo* bestand bereits im Aquitan.

3. Die Terediniden haben sich vermutlich zu Beginn der Kreidezeit aus der Gruppe der Lamellibranchier herausdifferenziert. Die Möglichkeit einer früheren Entstehung ist unwahrscheinlich aber nicht unwiderleglich, doch dürfte die phylogenetische Entwicklung kaum vor dem Perm begonnen haben.

4. Unter allen bis jetzt beschriebenen fossilen Terediniden trägt *Teredo saucatusensis* BENOIST seinen Gattungsamen mit Recht.

Welche Stelle des Lamellibranchierstammbaumes den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Terediniden gab, sowie die verwandtschaftlichen Beziehungen der Schiffsbohrwürmer zu den übrigen bohrenden Mollusken mag hier unerwähnt bleiben. Diese Frage soll in einer eigenen, ausführlichen Bearbeitung ihre Beantwortung erfahren.

3. Die geographische Verbreitung der Terediniden im Hinblick auf die Stammesgeschichte, nebst anatomisch-biologischen Bemerkungen.

Die Schwierigkeiten, die bei einer Untersuchung über die geographische Verbreitung der Schiffsbohrwürmer auftreten, sind so außerordentlicher Natur, daß eine eingehende und allen Anforderungen gerecht werdende Zoogeographie der Terediniden vorläufig noch nicht aufgestellt werden kann.

Die Verbreitung der Terediniden kann sowohl auf natürlichem, als auch auf künstlichem Wege erfolgen.

Während in prähistorischer Zeit die Ausbreitung einzig und allein durch Treibholz erfolgte, waren es seit dem Beginn der Schifffahrt die unter dem Wasser befindlichen Teile der hölzernen Schiffe, die für eine Verschleppung großen Stils sorgten. Als ein die Verbreitung fördernder Umstand kommt noch hinzu, daß in früheren Zeiten nur Küstenschifffahrt getrieben wurde. Da die Terediniden sich jedoch nur an der Küste aufhalten, so bestand für die Schiffe nicht nur in den jeweiligen Häfen, sondern dauernd, auch während der ganzen Fahrt die Gefahr einer Infektion.

Heutzutage ist die Verbreitung durch Schiffe so gut wie ausgeschlossen, da die Rümpfe unserer modernen Schiffe nicht mehr aus Holz bestehen.

Daß die Beförderung durch Treibholz genüge, um die Terediniden in allen Meeren zu verbreiten, beweisen die Fundstellen der cretaceischen und tertiären Bohrwürmer.

Leider sagen uns diese Funde nichts über die Verbreitung der einzelnen Gattungen und Arten und gerade darauf kommt es uns an. Hier liegt nun auch eine der Schwierigkeiten bei der Beurteilung der Verbreitung der rezenten Teredinidenarten. Wir kennen eine Reihe von Arten, die aus Treibholz gewonnen wurden, aber wir wissen nicht, wo diese Formen beheimatet sind, d. h. an welchen Küsten und in welchen Meeren sie dauernd gedeihen und zur Fortpflanzung gelangen.

Die allergrößte Schwierigkeit liegt jedoch in der Unsicherheit der Systematik, von der man mit Recht behaupten kann, daß sie auf tönernen Füßen steht. Es gibt wohl nur noch wenige Tiergruppen, bei denen die Aufklärung der Synonymie derartig weit ins Unreichbare gerückt ist, wie bei den Terediniden. Da unsere zoogeographische Untersuchung jedoch nur im Hinblick auf die Stammesgeschichte betrieben werden soll, letztere jedoch nur auf der Form der Paletten basiert, so sind im folgenden die Palettenformen der einzelnen Arten als ausschlaggebend betrachtet worden und nicht die Arten oder Gattungen, in die die betreffenden Autoren ihre Tiere einreihen.

Daß ein Transport der Schiffsbohrwürmer durch Treibholz oder Schiffe zur Verbreitung im eigentlich zoogeographischen Sinne, d. h. zur Ansiedelung in neuen Gebieten allein nicht ausreicht, liegt auf der Hand. Es muß an der neuen Stelle vor allen Dingen das nötige Holz vorhanden sein, damit die Nachkommenschaft gedeihen kann, denn Larven, denen die Möglichkeit sich festzusetzen und einzubohren fehlt, gehen zugrunde. Wenn man mir einen Augenblick der Unterbrechung gestattet, so möchte ich hier nochmals auf die LAMYSche Ansicht eingehen, der zufolge das Genus *Kuphus* zu Unrecht besteht, weil auch andere Terediniden außerhalb des Holzes zu leben vermögen. Sicherlich entwickeln sich die Larven von *Kuphus* frei bis zum fertigen Tier, während die Larven der übrigen Terediniden beim Übergang zum bohrfähigen Schiffswurm das Holz unbedingt benötigen. Deutlicher können die Unterschiede zwischen zwei Gattungen nicht sein.

Doch kehren wir wieder zu unserem Problem der Ansiedelung der Terediniden zurück.

Der Umstand, daß vor allen Dingen für die Larven genügend brauchbares Holz vorhanden sein muß, erklärt bis zu einem gewissen Grade die Tatsache, daß eine Reihe von Häfen zeitweise von den Seefahrern sehr gefürchtet waren, während andere als ungefährlich galten.

Weitere für eine Ansiedlung wichtige Faktoren sind die Temperatur und der Salzgehalt des Wassers.

Daß die Natur die Terediniden geradezu als passive Vagabunden geschaffen hat, die vermöge ihrer besonderen Einrichtungen weitgehende chemische Veränderungen des Meerwassers ertragen können, haben wir bereits bei der Besprechung der Paletten kennengelernt. Aber wenn es den reifen Tieren auch gelingt, den Veränderungen ihres Milieus zu trotzen, so fragt sich immer noch, ob auch die Larven sich den veränderten Bedingungen anzupassen vermögen. Die ausgewachsenen Tiere sind geschützt, die planktonisch lebenden Larven dagegen allen Unbilden der Umwelt schutzlos preisgegeben. Es mögen schließlich noch so viele Treibhölzer mit Terediniden angeschwemmt werden, es mögen sich die Tiere selbst noch so gut anpassen und selbst Nachkommen erzeugen, wenn die Larven aber in ihrer neuen Umwelt einfach nicht zu leben vermögen, dann kommt es nie zu einer wahrhaften Ansiedelung, also letzten Endes auch nicht zu einer Kalamität.

Ein diesbezügliches, sehr lehrreiches Bild gibt das Verhalten der Schiffsbohrwürmer im Golf von San Francisco.

Hier waren Terediniden schon seit langem heimisch, aber zu einer Katastrophe war es bis zu unserem Jahrhundert nicht gekommen. Die Meinung geht dahin, daß die Schiffsbohrwürmer erst zu der Zeit auftraten, als das kalifornische Gold entdeckt wurde und der Zustrom der Goldgräber aus aller Herren Länder einen ungleich regeren Schiffsverkehr zur Folge hatte als früher. Wenn auch durch diesen erhöhten Verkehr eine stärkere Besiedlung und eine Bereicherung der Artzahl eintreten konnte, so möchte ich doch nicht glauben, daß er als Ursache des *ersten* Auftretens des Schiffsbohrwurmes an dieser Stelle anzusehen ist. Jedenfalls kam es erst in den Jahren 1912 und 1913 zu einer außerordentlichen Kalamität.

BARROWS (1917), der die Verhältnisse eingehend untersuchte, kam zu dem Schlusse, daß ein bestimmter, im Vergleich zu früheren Jahren erhöhter Salzgehalt die Ursache der gewaltigen Entwicklung war. BARROWS läßt es dahingestellt sein, ob der Salzgehalt direkt oder der durch ihn auf die Planktonnahrung bewirkte Einfluß den entwicklungsfördernden Faktor darstellt. Ich glaube, daß letzteres eher der Fall ist, da gerade die Larven auf Planktonnahrung — und zwar nur auf sie allein — angewiesen sind, während die reifen Tiere ja auch einen Teil der Zellulose aufzuschließen vermögen.

Auf jeden Fall zeigt dieses Beispiel, daß Terediniden jahrhundertlang sich an einer Stelle aufhalten können, ohne in eine zu einer Katastrophe führenden Übervermehrung zu verfallen.

In diesem Zusammenhang sei auch die Frage des Auftretens der Terediniden in den europäischen Meeren angeschnitten.

Man findet selbst in Zoologenkreisen durchweg die Meinung vertreten, der Schiffsbohrwurm sei erst im 17. Jahrhundert bei uns eingeschleppt worden und habe sich dann verbreitet. In der Tat kam es erst in der genannten Zeit zu Kalamitäten, doch schließt dies nicht aus, daß einzelne *Teredo*-Arten schon seit alters her bei uns heimisch sind.

Bekanntlich haben die nordischen Völker (Wikinger, Normannen) seit den ältesten Zeiten Seefahrt getrieben, und wir wissen heute mit Sicherheit, daß sie mehrmals nach Amerika gekommen sind. MOLL (1928) erwähnt die Grönlandfahrt von KARLSEMME (im Jahre 1030), dessen Begleiter GRIMOLFSON von ihm getrennt und in die „Würmsee“ getrieben wurde. Wie die Sage erkennen läßt, war den nordischen Seefahrern der Schiffswurm wohlbekannt und wenn er in ihren Häfen vielleicht auch nicht in Erscheinung trat, so waren sie doch zweifellos mit ihm in Berührung gekommen und die Möglichkeit einer Verschleppung ist nicht in Abrede zu stellen.

Abgesehen von der frühzeitigen Verschleppung auf künstlichem Wege muß noch die Verfrachtung durch Treibholz berücksichtigt werden.

Wir haben schon einige Male auf den Golfstrom hingewiesen und in der Tat ist seine Bedeutung in dieser Beziehung nicht zu unterschätzen.

Wenn man JEFFREYS Synopsis der britischen Terediniden (1866) durchliest, dann staunt man über die Fülle exotischer Arten, die an der Küste von Sussex in Treibholz gefunden wurden.

Allen angeführten Gründen zufolge erscheint es also recht zweifelhaft, den Anfang der Besiedelung der europäischen Meere mit dem Auftreten der ersten Kalamitäten gleichzusetzen. Nichtsdestoweniger muß die Besiedelung der europäischen Meere, geologisch gesprochen, am spätesten erfolgt sein. Hierfür sprechen Tatsachen aus der Kultur- und Erdgeschichte.

In der wertvollen Zusammenstellung, die MOLL (1928) über die *Teredo*-Lite-

ratur gibt, lesen wir, wie die ersten europäischen Seefahrer mit Staunen die Vorkerkungen sehen, die chinesische und indische Schiffsbaumeister gegen den Bohrwurm in Anwendung bringen. Während also den Anwohnern der warmen Meere die Bohrwürmer längst bekannt waren, lernen sie die europäischen Seefahrer erst dort kennen.

Geologischseits muß man berücksichtigen, daß die Eiszeit alles Tierleben bis auf wenige Reste verdrängte und wenn auch in früheren Epochen der Erdgeschichte die Terediniden die nördlichen Meere bevölkerten (wie die cretacischen Funde unzweifelhaft beweisen), so war nach Beendigung der Eiszeit doch eine neuerliche Besiedelung erforderlich, die wohl erst in historischer Zeit ihren Abschluß erreichte.

Daß das erneute Eindringen der Terediniden erst verhältnismäßig spät erfolgte, wenn auch nicht so spät wie man allgemein annimmt, mag seinen Grund darin haben, daß die Terediniden von Haus aus wärmeliebende Tiere sind, denen eine dauernde Besiedelung der nördlichen Meere Schwierigkeiten bereitete.

Abgesehen von den vereinzelt und vorübergehenden europäischen Kalamitäten, ist die Masse der Terediniden sowohl in bezug auf Individuen- als auch auf Artzahl in den warmen Meeren unverhältnismäßig höher als in den europäischen. So kommen in unseren Meeren nur ganz wenige *Teredo*-Arten vor, von denen letzten Endes nur zwei eine wirklich bedeutende und konstante Verbreitung gefunden haben. Es sind dies *T. navalis* und *Teredo norvegica* SPENGLER. (Man rechnet *Teredo norvegica* SPENGLER meist dem Subgenus *Teredo* zu, doch scheint mir dies auf Grund der abweichenden Palettengestalt nicht ganz einwandfrei, weshalb der obigen, nur Genus- und Speziesnamen umfassenden Schreibweise einstweilen der Vorzug gegeben sei.) *T. navalis* findet sich in allen Meeren, während *T. norvegica* nur auf den atlantischen Ozean beschränkt zu sein scheint, hier aber sehr weit nach Norden bis nach Island und Grönland vordringen ist.

Wenn man jedoch von der Art absieht und die Palettenform allein berücksichtigt, so kann man der letztgenannten Form ebenfalls eine kosmopolitische Verbreitung zuschreiben.

Die Palette von *T. norvegica* ist löffelförmig, die distalen Seitenfortsätze fehlen und nur eine kleine distale Grube erinnert an die *Navalis*-Palette. Der Stiel geht im Gegensatz zur Palette von *Teredo* s. str. durch das ganze Palettenblatt hindurch, was sich bereits äußerlich an einer relief förmigen Erhöhung des Blattes zu erkennen gibt. Die Palette von *T. norvegica* ähnelt somit stark der von *Psiloteredo*, einem Subgenus, das an der atlantischen Küste der Vereinigten Staaten verbreitet ist. Bei Viktoria in Australien hat man Formen gefunden, deren Paletten ebenfalls eine weitgehende Ähnlichkeit mit der von *T. norvegica* aufweisen.

Eine weitere, im Norden des Atlantischen Ozeans verbreitete Form ist *Teredo megotara* HANLEY, die eine Palette vom *Navalis*-Typ aufweist (also wohl zum Subgenus *Teredo* gestellt werden darf) und von LAMY (1926) zwischen *Teredo navalis* LINNÉ und *Teredo norvegica* SPENGLER gestellt wird.

Von *T. navalis* wissen wir bestimmt, daß es sich um eine kosmopolitische Spezies handelt, wie es sich aber mit den beiden anderen Arten verhält, ist zweifelhaft. Hier kommt so recht die Unsicherheit, um nicht zu sagen Unbrauchbarkeit der Teredinidensystematik zum Vorschein, die uns nicht gestattet, etwas Sicheres über die Verbreitung dieser beiden Arten auszusagen. Geht man jedoch unvoreingenommen an die Sache heran, indem man die Artnamen der einzelnen Formen unberücksichtigt läßt und nur die Gestalt der Palette als ausschlaggebend betrachtet, so muß man den beiden genannten „Spezies“ eine ähnliche Verbreitung einräumen wie *T. navalis*.

Auf jeden Fall sehen wir die Tatsache bestätigt, daß nur wenige Tereidiniden in unseren Meeren heimisch geworden sind, und daß diese Formen zum größeren

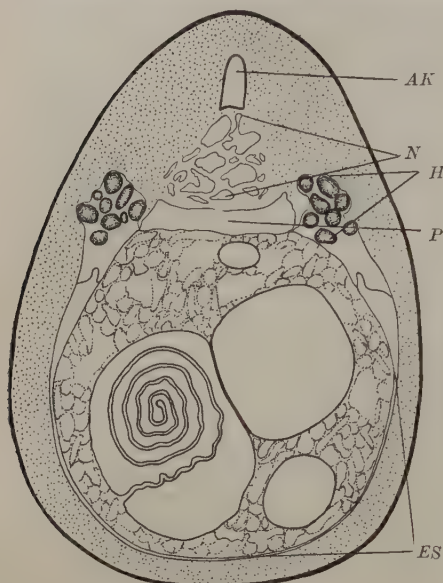


Abb. 84.

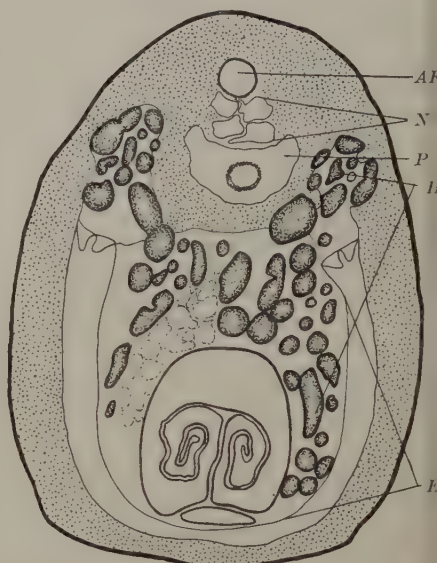


Abb. 85.

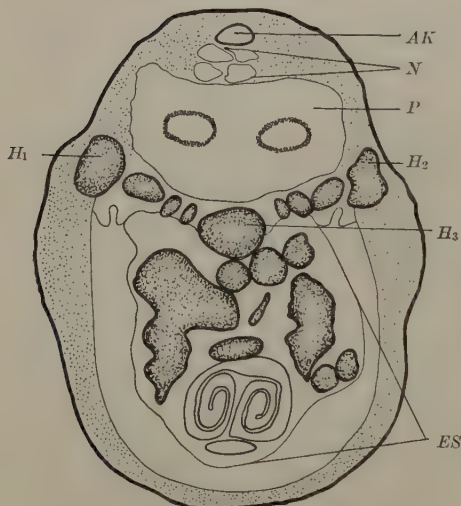


Abb. 86.

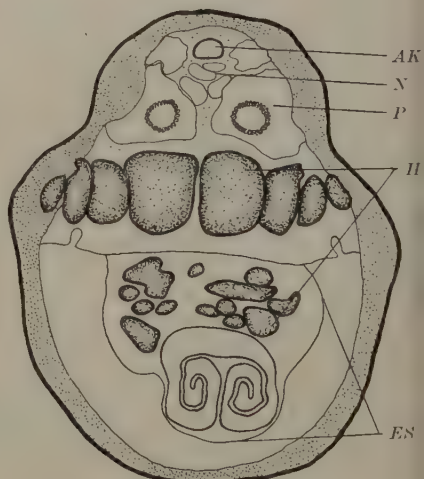


Abb. 87.

Abb. 84–92. Querschnitte durch verschiedene Körperpartien von *T. navalis* zur Demonstration des Hodens. Die Schnitte beginnen am rostralen und endigen am caudalen Ende. Vergr. 10 ×.

Teil dem Subgenus *Teredo* angehören. Inwieweit sich jedoch die eingewanderten Formen zu selbständigen, nur in unseren Meeren lokalisierten echten Arten herausgebildet haben, entzieht sich unserer Kenntnis.

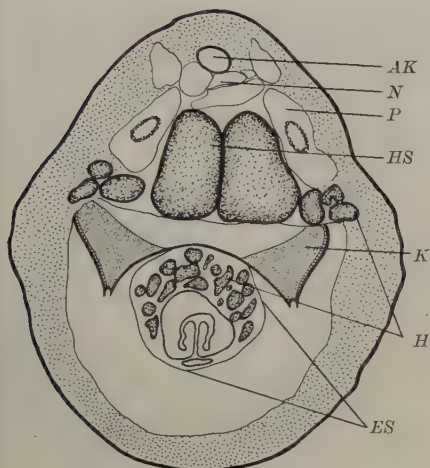


Abb. 88.

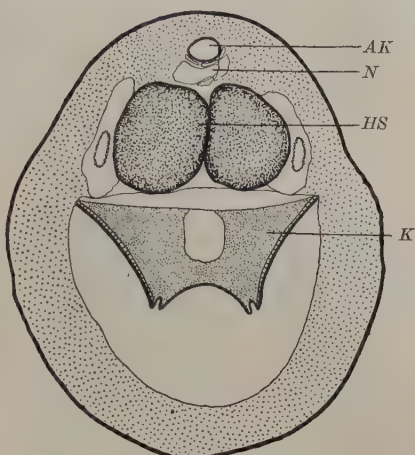


Abb. 89.

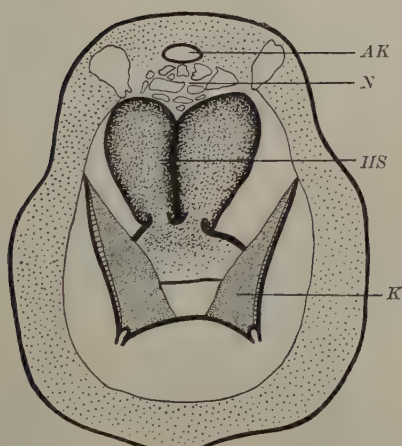


Abb. 90.

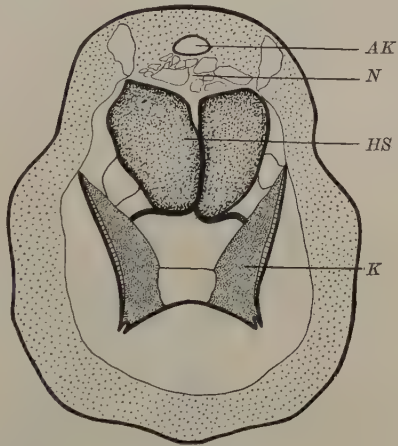


Abb. 91.

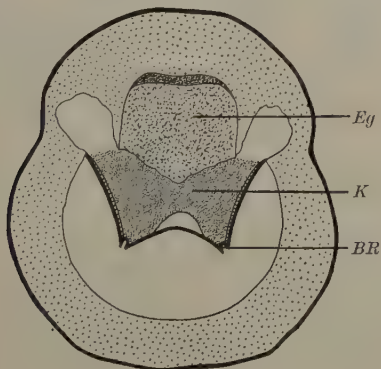


Abb. 92.

Wir haben in einem früheren Kapitel darauf hingewiesen, daß die *Teredo*- und insbesondere die *Navalis*-Palette am besten zum Verschluß der Wohnröhrenöffnung geeignet zu sein scheint und daß dies vielleicht als ein Grund betrachtet werden darf, weshalb gerade diese Formen sich ein so ungeheures Verbreitungsgebiet erobern konnten.

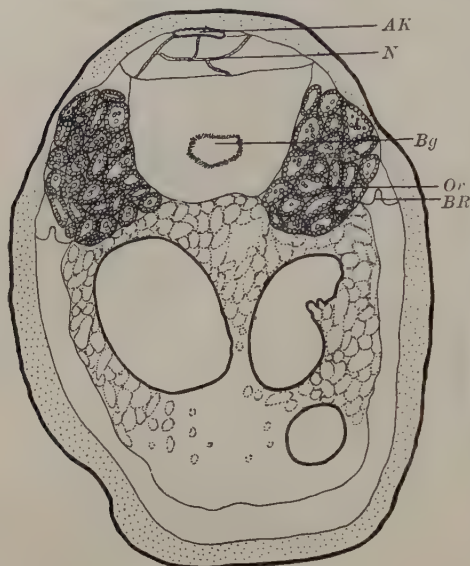


Abb. 93.

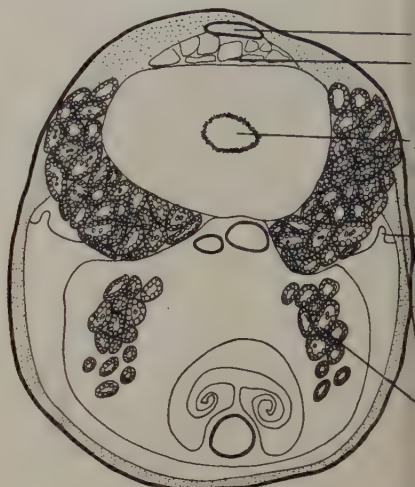


Abb. 94.

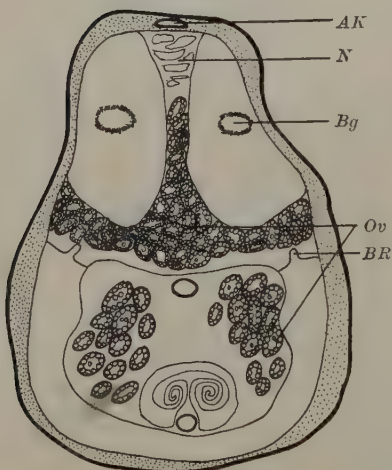


Abb. 95.

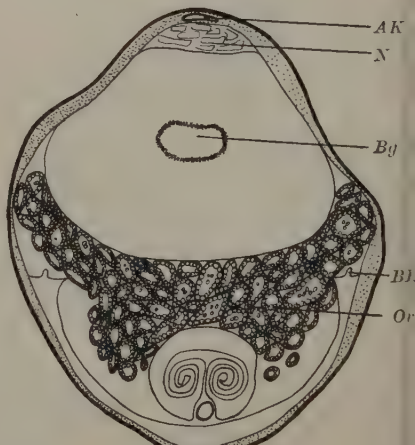


Abb. 96.

Ein weiterer, die Verbreitung in zoogeographischem Sinne, d. h. eine dauernde Ansiedlung begünstigender Umstand dürfte in der Art der Erzeugung der Nachkommenschaft erblickt werden.

Alle *Terediniden* sind getrennt geschlechtlich. Der Hoden des Männchens (Abb. 84—92), dessen einzelne Abschnitte unregelmäßig zwischen den übrigen

Organen liegen, hat eine weitverzweigte, traubige Gestalt. Er beginnt ziemlich weit vorn, in der Gegend des Magens, wo er sich dorsal in Form zweier Zipfel anlegt, um dann in mannigfaltigen Aufteilungen den ganzen Körper zu durchziehen. Gegen Ende des Körpers vereinigt er sich in eine Reihe parallel verlaufender Schläuche, die sich weiterhin in zwei Samenleiter konzentrieren, um endlich mit dem Ausströmungssipho zu kommunizieren. Die Samenelemente gelangen also ins Wasser. So liegen die Verhältnisse bei *T. navalis*, *Teredo megotara* HANLEY,

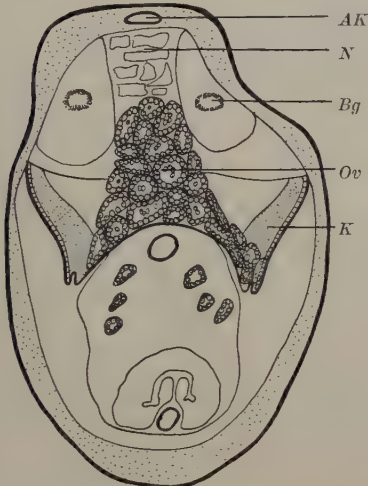


Abb. 97.

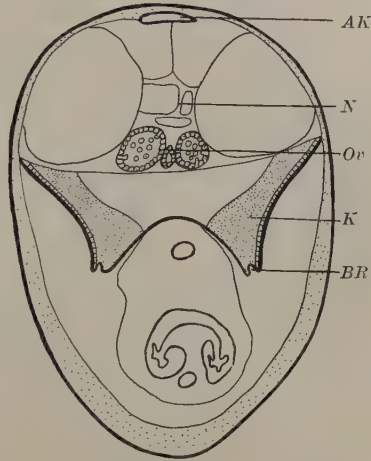


Abb. 98.

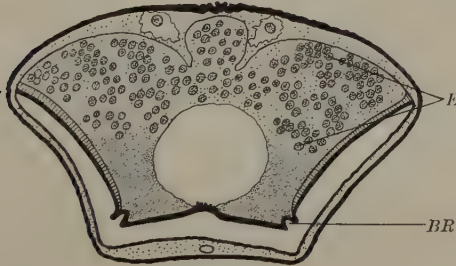


Abb. 99.

Abb. 93—99. Ovar des Weibchens von *T. navalis*. Alles übrige wie unter Abb. 84—92.

Teredo norvegica SPENGLER und *B. capensis*. Ich glaube nicht, daß es sich bei den übrigen Tereidiniden anders verhält.

Das Ovar zeigt gleichfalls einen traubigen, wenn auch bei weitem nicht so verzweigten Bau (Abb. 93—99). Was aber den Zustand der Eier in den einzelnen Abschnitten betrifft, so ist eine grundsätzliche Verschiedenheit zu konstatieren. Wenn man das Ovar eines Weibchens von *T. navalis* bis ans Ende verfolgt, so gewahrt man überall dicke runde Eier, die meist an den Wänden sitzen, zum Teil aber auch schon losgelöst sind. Die freien Eier gelangen jedoch nicht gleich in das Ausströmungsfach wie die Samenelemente, sondern verteilen sich zunächst in den Kiemen. Wenn man aber die in den Kiemen liegenden rund-

lichen Gebilde betrachtet, so zeigt sich, daß die Eier bereits zu kleinen Larven geworden sind. Die Befruchtung geht also in der Weise vor sich, daß das Weibchen mit dem Atemwasser die vom Männchen ausgestoßenen und im Wasser flottierenden Spermatozoen aufnimmt. Das Atemwasser streicht durch das Einströmungsfach an den Kiemen entlang, die in ihm enthaltenen Spermatozoen befruchten die in den Kiemen liegenden reifen Eier. Letztere entwickeln sich dann in den Kiemen weiter, um schließlich als kleine Lärven in den Ausströmungsspho und von da ins Freie zu gelangen.

Bei *B. capensis* verhält sich das Weibchen anders.

Auch hier sind die Kiemen mit Geschlechtsprodukten angefüllt, aber bei näherem Zusehen zeigt sich, daß es sich stets nur um Eier handelt. Selbst im Ausströmungsspho konnten wiederholt Eier festgestellt werden, von jungen Larven war niemals die Spur zu sehen. Das Gleiche stellte SIGERFOOS bei *Xylotria gouldi* JEFFREYS (also auch bei einer *Bankia*-Art) fest. Auch das Weibchen von *Teredo* (*Psiloteredo*) *dilatata* STIMPSON soll seine Eier unbefruchtet ausstoßen. Natürlich treffen sich die Eier mit den Spermatozoen und die Larvenentwicklung beginnt. Es ist auch nicht gesagt, daß die Eier nun tatsächlich unbefruchtet entleert werden. Bei den *Bankia*-Weibchen besteht doch auch die Möglichkeit, daß das mittels des Einströmungssiphos aufgenommene Atemwasser Spermatozoen enthält, die zu einer Befruchtung der Eier innerhalb des Muttertieres führen können. Sei dem wie es wolle, an der Tatsache ist nicht zu rütteln, daß die allerjüngsten Larvenstadien von *T. navalis* ihre Entwicklung im Inneren des mütterlichen Tieres durchmachen, daß dagegen die Weibchen der beiden genannten *Bankia*-Arten niemals Larven in den Kiemen zeigen, so daß man annehmen muß, daß die Larve ihre gesamte Entwicklung außerhalb des Muttertieres durchläuft.

Es sind bisher leider zu wenige derartiger Untersuchungen angestellt worden, doch scheint es mir nach den SIGERFOOSSchen und meinen Befunden festzustehen, daß unsere europäischen Spezies larvipar sind und dies dürfte mit ein Grund sein, der diesen Formen eine Besiedlung in unseren ihnen zu Anfang wohl weniger zugänglichen Meeren ermöglichte.

Es wäre wünschenswert, den Fortpflanzungsmodus mehrerer Terediniden-spezies kennen zu lernen, da ich der Ansicht zuneigen möchte, daß der Übergang von der Oviparität zur Larviparität eine Stufe der Höherentwicklung darstellt, die mit einer Konzentration und Verfestigung usw., kurz, mit einer Weiterentwicklung der Paletten Hand in Hand geht. In dieser Hinsicht sind die SIGERFOOSSchen Feststellungen sehr interessant. Auch er hat bei einer *Bankia*-Art Oviparität gefunden. Selbst eine *Psiloteredo*-Art ist seinen Untersuchungen zufolge noch ovipar. Bei den primitiven Zügen, die die *Psiloteredo*-Palette aufweist (folgt sie in unserer Aufstellung doch direkt nach *Nausitora*) ist dies nicht weiter verwunderlich.

Ich glaube nicht, daß die beiden Formen der Fortpflanzung jeweils durch äußere Faktoren bedingt sind.

So bringt zum Beispiel der in warmen Meeren lebende *Teredo* (*Teredo*) *japonicus* CLESSIN seine Nachkommen nach Art von *T. navalis* hervor, also die Eier entwickeln sich in den Kiemen zu jungen Lärven. Nun lebt *T. japonicus* sicherlich mit *Bankia*-Arten zusammen, die keine Larven zur Welt bringen. Im Golf von San Francisco kommen *T. navalis* und *Teredo* (*Psiloteredo*) *dilatata* STIMPSON nebeneinander vor.

Somit dürfte es sich hier zweifellos um zwei systematisch und stammesgeschichtlich verwendbare Merkmale handeln, deren Anwendung jedoch vorläufig noch sehr enge Grenzen gesetzt sind, da die diesbezüglichen Untersuchungen

sich bis jetzt nur auf wenige Spezies beschränken — in meinem Falle —, beschränken mußten.

Es muß bei der Besprechung der Fortpflanzung auf eine weitere Eigentümlichkeit hingewiesen werden, die vielleicht zur Erklärung einiger zoogeographischer Phänomene herangezogen werden kann.

Man findet in der Teredinidenliteratur verschiedentlich die Bemerkung, daß die Zahl der Geschlechter bei *T. navalis* ein ungewöhnliches Mißverhältnis zeigt, und zwar derart, daß die Männchen den Weibchen gegenüber in geradezu verschwindend kleiner Anzahl vorhanden sein sollen. Meine Beobachtungen können diese Angaben nur bestätigen. Unter je 35 Exemplaren von *T. navalis* und *B. capensis* fand sich nur je ein Männchen. Drei mittelgroße Treibhölzer aus Helgoland, die durchschnittlich mit 12 Exemplaren von *T. navalis* besetzt waren, beherbergten überhaupt keine Männchen.

Dieses „Mißverhältnis“ erklärt sich meiner Ansicht nach auf sehr einfache und natürliche Weise.

Die Terediniden leben in der Regel in großen Massen zusammen. Nie findet man ein Holzstück, das von einigen wenigen oder gar nur von einem Bohrgang durchzogen wird. Entweder das Holz ist frei von Befall oder aber es ist mit einer Masse von Bohrgängen durchzogen.

Da die Männchen nun sehr viele Spermatozoen produzieren, letztere sich weit im Wasser verteilen, vielleicht auch chemotaktisch vom weiblichen Ingestions-siphon angezogen werden, so genügt ein Männchen um eine Unmenge benachbarter Weibchen zu befruchten. Will es jedoch der Zufall, daß ein Treibholz nur von Weibchen besiedelt wurde, so sind die Ausbreitungsmöglichkeiten natürlich stark vermindert. Es mag dies vielleicht mit ein Grund sein, weshalb Terediniden an manchen Örtlichkeiten in bescheidenem Maße gedeihen, um plötzlich in eine Übervermehrung zu verfallen. Vielleicht dürfte auch die relativ späte und langsame Besiedlung der europäischen Meere hiermit in Zusammenhang stehen.

Kehren wir zur Verbreitung der einzelnen Formen zurück.

Psiloteredo, *Teredora*, *Teredothyra* und *Lyrodus* finden sich an der Ost- und Westküste der Vereinigten Staaten Nordamerikas. *Psiloteredo* dürfte vielleicht eine große Verbreitung haben, da seine Paletten denen von *Teredo norvegica* SPENGLER sehr ähneln und auch sonst noch Arten mit fast gleichen Palettenformen aus den verschiedensten Meeren beschrieben wurden. Tiere, deren Paletten den *Bicornia*-Typus aufweisen, sind in Réunion, Mauritius, Tuamotu, Hawaii, in Treibholz bei Amboine gefunden worden.

Unter dem Subgenus *Nausitora* finden sich Formen, die nur im Süßwasser leben, so zum Beispiel *Bankia* (*Nausitora*) *dunlopi* WRIGHT und *Bankia* (*Nausitora*) *fluvialis* HEDLEY, von denen die erste Art im Ganges, die zweite in den Flüssen von Fiji gefunden wurde. Marine *Nausitora*-Arten kennt man von Brasilien, Californien und Peru.

Bankia-Arten (hierunter verstehe ich augenblicklich die Subgenera *Bankia* s. str., *Neobankia* und *Bankiella*) fand man bei Australien und Neuseeland, wo sie sehr häufig sind und etwa die Rolle spielen wie bei uns *Teredo* s. str. Weitere Funde wurden an verschiedenen Stellen Südafrikas, an der Ost- und Westküste der Vereinigten Staaten von Nordamerika und im Mittelländischen Meere gemacht. Alle an den Küsten Nordeuropas gefundenen Exemplare stammen sicherlich von einem der genannten Meere.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß *Teredo* überall, *Bankia* nur in warmen Meeren und *Nausitora* nur noch an wenigen Stellen vorkommt. Die Art der Verbreitung dieser drei Formengruppen kann als Stütze für unsere, vorhin

andeutungsweise ausgesprochene Vermutung gelten, daß *Bankia* den Ausgangspunkt, *Nausitora* den Übergang und *Teredo* das Ende einer großen Entwicklungsreihe darstellt. Auch die Zahl der auf die einzelnen Gattungen und Untergattungen sich verteilenden Arten, sowie die Zahl der durchschnittlich vorhandenen Individuen spricht dafür.

So ist *Teredo* am art- und individuenreichsten; darauf folgt *Bankia*, während *Nausitora* nur einige wenige Arten besitzt.

Diese überaus geringe Artzahl von *Nausitora*, gepaart mit dem vereinzelt und verstreut Vorkommen, entspricht ganz und gar den Verhältnissen, die man von einer nur noch als Rest erhaltenen Übergangsgruppe zu erwarten hat. Es ist ferner beachtenswert, daß die beiden einzigen Arten, die im Süßwasser vorkommen (*Bankia* [*Nausitora*] *dunlopi* WRIGHT und *Bankia* [*Nausitora*] *fluvialis* HEDLEY), dem Subgenus *Nausitora* angehören. Man kann diesen Milieuwechsel, der doch eine weitgehende physiologische Umorganisation der betreffenden Spezies voraussetzt, als einen mißglückten Versuch auffassen, wie wir ihn häufig in der Stammesgeschichte antreffen und von dem im Verlauf unserer Darstellung schon mehrfach die Rede war.

Die Ansiedlung im Süßwasser brachte sicherlich keine Vorteile sondern eher Nachteile. Die Lebensmöglichkeiten in einem Flusse, in dem sich im Vergleich zur Meeresküste doch bedeutend weniger Holz findet, dürften für die Terediniden recht gering sein. Ferner besteht die große Gefahr, daß die an das Süßwasser angepaßten Formen durch Treibholz ins offene Meer gelangen und nun in diesem, ihnen fremd gewordenen Milieu sich nicht mehr am Leben zu halten vermögen. Sollte es den Tieren auch gelingen, infolge enormer Anpassungsfähigkeit weiter zu leben (was ich jedoch für ausgeschlossen halte), so werden die Larven einen derartig rigorosen Wechsel sicher nicht vertragen.

Übrigens dürfte den Terediniden der Übergang ins Süßwasser verhältnismäßig leicht gefallen sein. Von Natur aus durch ihre spezielle Lebensweise dazu bestimmt an der Küste zu leben (deren Salzgehalt meist niedriger ist als der des offenen Meeres) und in andere Regionen getrieben zu werden, haben sie sicherlich schon frühzeitig die Fähigkeit erworben, sich nicht nur gegen die wechselnden Umweltverhältnisse zu schützen, sondern diese auch ertragen zu können. Daß der Übergang in Süßwasser trotzdem so selten, und zwar nur bei *Nausitora* erfolgte, beweist einerseits die Unzweckmäßigkeit dieses Experimentes, andererseits die schon mehrfach ausgesprochene stammesgeschichtliche Bedeutung des Subgenus' *Nausitora*.

Bankia (*Nausitora*) *dryas* DALL kommt im Brackwasser vor, die übrigen *Nausitora*-Arten im Meere.

Eine Art des Genus' *Teredo* (*Teredo senegalensis* BLAINVILLE) ist ebenfalls Brackwasserbewohner, während *Teredo miraflora* BARTSCH sogar im Süßwasser leben soll. Es ist aber noch fraglich, ob die letztgenannte Art tatsächlich dem Genus *Teredo* angehört. Ihre Diagnose ist nur auf die Schale begründet, die Paletten sind unbekannt.

Bankia (*Nausitora*) *dryas* DALL und *Teredo senegalensis* BLAINVILLE bohren sich in lebende Mangrovestämme ein, während alle übrigen Terediniden — soweit bis jetzt beobachtet — tote Hölzer angreifen. Ob es sich hierbei um eine Neuerwerbung oder ein Relikt handelt, kann nicht entschieden werden. Übrigens scheint mir diese Frage von untergeordneter Bedeutung zu sein. Es ist anzunehmen, daß auch die übrigen Terediniden, falls sich die Gelegenheit dazu bietet, lebendes Holz angreifen, da sich letzteres für die Tiere wohl kaum von totem Holze unterscheidet.

Nach den bisherigen Beobachtungen und Mitteilungen besitzt das Genus *Bankia* (mit Ausnahme von *Nausitora*) weder Brack- noch Süßwasserbewohner. Alle Angehörigen der Subgenera *Bankia* s. str., *Bankiella* und *Neobankia* leben im Meere, wie es bei diesen stammesgeschichtlich ältesten und konservativsten Tereidinidengruppen, die auch ihre Paletten kaum zu variieren verstanden, nicht anders zu erwarten ist. Daß die eigentlichen *Bankia*-Arten noch eine verhältnismäßig weite Verbreitung besitzen und sich einer Vitalität erfreuen, die der von *Teredo* nicht nachsteht, mag als Beweis für die phylogenetische Jugend der Tereidiniden überhaupt gelten.

Wie eingangs erwähnt wurde, ist eine ausführlichere Zoogeographie nicht möglich, auch liegt ein weiteres Eingehen auf diesbezügliche Fragen nicht im Sinne unseres Themas. Das, was die Zoogeographie uns über die Stammesgeschichte der Tereidiniden zu sagen hat, ist in obigem wohl erschöpfend zum Ausdruck gekommen.

4. Der Stammbaum der Tereidiniden.

Ehe wir an den Versuch einer Aufstellung des Stammbaumes der Tereidiniden herantreten, sind einige grundlegende Vorbemerkungen am Platze.

Da uns keine fossilen Formen zur Verfügung stehen, sind wir nur auf die rezenten angewiesen. Nun stellt aber ein Stammbaum das phylogenetische Wachstum einer Tiergruppe im Laufe langer Zeiträume dar. Wenn also in der Mitte oder gar an der Basis des Stammbaumes die Namen rezenter Formen zu stehen kommen, so soll damit nicht gesagt sein, daß diese Formen die wirklichen Ahnen der übrigen darstellen. Eine derartige Einreihung ist immer so zu verstehen, daß eine rezente an der Basis oder in der Mitte des Stammbaumes stehende Form dem tatsächlichen Ahnen am nächsten steht. In Wirklichkeit hat eine rezente, primitive Art eine genau so lange Geschichte hinter sich wie eine hochdifferenzierte. Der Unterschied ist nur der, daß die primitive Art, trotz langer Zeiträume und vielfacher Entwicklungsmöglichkeiten, sich nicht wesentlich weiter entwickelt hat, sondern konstant und der Stammform ähnlich geblieben ist, so daß sie, falls letztere unauffindbar ist, deren Platz im Stammbaum einnehmen kann.

Bei der Besprechung der rezenten Palettenformen hat sich ferner gezeigt, daß Formen mit phylogenetisch jungen und alten Merkmalen nicht selten sind, daß dagegen eigentliche Übergangsformen gelegentlich fehlen. Das Fehlen der Zwischenglieder ist eine in der Stammesgeschichte häufig zu beobachtende Erscheinung und nichts ist natürlicher als das. Es ist selbstverständlich, daß echte Übergangsglieder nur eine phylogenetisch kurze Lebensdauer haben, und daß sie sich nur in den seltensten Fällen in einigen oder einem Vertreter bis in unsere Zeit erhalten haben. Aus dem gleichen Grunde sind auch die „echten“ Zwischenglieder, also die fossilen, so selten. Ferner muß man bedenken, daß die bis in unsere Zeit am Leben gebliebenen Zwischenglieder Formen darstellen, die sozusagen den Anschluß verpaßt, sich aber nichtsdestoweniger in gewissem Sinne fortentwickelt haben, wodurch die ursprüngliche Form verwischt wurde. Wenn nun auch die rezenten Zwischenglieder fehlen, dann muß an deren Stelle ein theoretisch konstruiertes gesetzt werden. Diese hypothetischen Formen sind notwendige Ersatzstücke, die solange ihren Platz im Stammbaum behalten müssen, bis eine neuere Erkenntnis sie durch besseres zu ersetzen vermag.

Bei der Betrachtung des Genus *Bankia* haben wir die Vermutung ausgesprochen, daß *Neobankia* wahrscheinlich die Wurzel des gesamten Stammbaumes darstellt, von der zunächst die Subgenera *Bankiella* und *Bankia* s. str. ihren Ausgang nahmen. Während jedoch *Bankiella* sich als ein Seitenzweig ohne

weitere fortschrittliche Tendenz abspaltet, stellt *Bankia* s. str. wieder einen Ausgangspunkt dar, der kontinuierlich zu *Nausitora* überleitet. *Nausitora* selbst ist ein ausgesprochenes Übergangsglied, was sowohl durch den Bau der Palette als auch durch die geographische Verbreitung belegt wird.

Von *Nausitora* läßt sich ein direkter Übergang zu *Psiloteredo* und von da zu *Teredora* unschwer feststellen. Nicht so zu den übrigen *Teredo*-Formen. Hier ist eines jener hypothetischen Zwischenglieder erforderlich, das mehrere Merkmale in sich vereinigt, besser gesagt, ein „Sammeltypus“, aus dem sowohl das eine als auch das andere werden kann. Wir wollen dieses Glied *Proteredo* nennen und uns eine Palette darunter vorstellen (Abb. 100), die äußerlich ganz wie eine Palette von *Teredo* s. str. gebaut ist, aber an ihrem oberen Ende nur eine ganz flache Aushöhlung hat, einen durch das ganze Palettenblatt hindurchgehenden Stiel, und noch sehr viele, allerdings bereits recht eng gestellte und zum Teil verschmolzene Einzelglieder besitzt.

Von diesem *Proteredo* aus läßt sich einerseits *Teredothyra*, andererseits *Teredo* s. str. ungezwungen ableiten, und zwar das erste Subgenus unter Beibehaltung des Stieles und Differenzierung des oberen Palettenendes, letzteres durch Reduktion der Stiellänge, weitere Verschmelzung der Einzelglieder und damit verbunden tiefere Aushöhlung der Palettenspitze.

Die typische *Teredo*-Palette endlich stellt den Ausgangspunkt für alle noch übrigen Formen dar, die zum Teil bereits als besondere Subgenera, zum Teil noch unter *Teredo* s. str. in der heutigen Literatur angeführt werden.

Durch Verschluß der oberen Öffnung unter Beibehaltung aller übrigen Merkmale entsteht die *Lyrodus*-Palette. Weitere Reduktion des Palettenblattes bzw. stärkere Zusammenpressung der ursprünglichen Einzelglieder bei Konstanz der übrigen Merkmale ergibt jene kleinblättrige Form, die man allgemein noch zu *Teredo* s. str. rechnet und die wir rein der Übersichtlichkeit halber als Mikrovexillum bezeichneten, ohne damit ein neues Subgenus zu gründen. Starke Verkalkung des gesamten Palettenblattes unter Verlust der distalen Endspitzen führt von *Microvexillum* direkt zu *Neoterredo*.

Schließlich läßt sich von der *Teredo* s. str.-Palette noch die *Bicornia*-Palette ableiten, die ja sowieso noch zu *Teredo* s. str. gerechnet wird und sicherlich als ein Übergang zu *Teredops* betrachtet werden kann.

Die beigegefügte Stammbaumskizze gibt eine Übersicht über die soeben kurz erwähnten Beziehungen und beschränkt sich nur auf die Genera *Bankia* und *Teredo*.

Es sei auch hier nochmals wiederholt, daß alle in der Stammbaumskizze verwandten Bezeichnungen sich nur auf die Palettenform beziehen. Inwieweit diese Begriffe zur Bezeichnung systematischer Kategorien herangezogen werden können, muß die Zukunft lehren.

Es wird dem Kenner der Terediniden nicht entgangen sein, daß die Genera *Kuphus*, *Baetronophorus* und *Uperotus* in unserer Stammbaumskizze nicht vertreten sind.

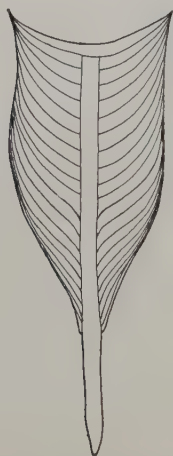
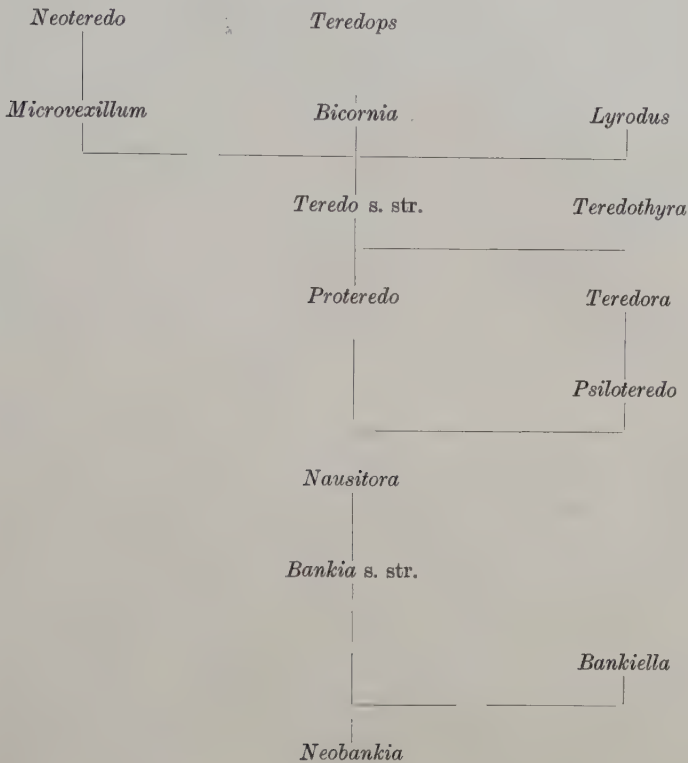


Abb. 100.

Palette der hypothetischen Form *Proteredo*.

Stammbaumskizze der Genera *Bankia* und *Teredo*.



Wie bei der Besprechung von *Bactronophorus* schon erwähnt wurde, sind die Paletten dieser Genera in ihrem Feinbau noch zu wenig bekannt, so daß vorläufig nur eine Reihe von Vermutungen ausgesprochen werden können, von denen die zukünftige Forschung die eine oder andere als richtig herausgreifen wird. Um den relativ sicheren Stammbaum der Genera *Teredo* und *Bankia* nicht zu stören, ist von einer Einbeziehung der fraglichen Genera Abstand genommen worden. Nichtsdestoweniger mögen sie jetzt, am Schlusse unserer phylogenetischen Betrachtung eine kurze Behandlung erfahren.

Das Genus *Uperotus* verdankt seine systematische Sonderstellung nur den Schalen, die $2\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit sind, also Maßverhältnisse aufweisen, wie wir sie bei keiner anderen Teredinidenschale treffen. Die Palette von *Uperotus* scheint der von *Teredora* oder *Psiloteredo* recht ähnlich zu sein; auf jeden Fall stellt sie eine Form dar, die zweifellos zur *Teredo*-Gruppe gerechnet werden muß. Ein endgültiges Urteil über die Stellung von *Uperotus* wird man allerdings erst dann fällen können, wenn die Schalen der übrigen Terediniden eine Behandlung erfahren haben, wie das im ersten Kapitel vorliegender Arbeit mit den Schalen von *B. capensis* und *T. navalis* geschehen ist. Wir können aber bereits jetzt schon soviel sagen, daß *Uperotus* auf Grund seiner Palettenform wohl schwerlich als besondere Gattung aufrecht erhalten werden kann, und daß ihm höchstens der Rang einer Untergattung zukommt. Die Gestalt der Palette belehrt

uns ferner, daß *Uperotus* keinen Einfluß auf die Grundstruktur des Stammbaumes haben kann.

Von ungleich wichtigerer stammesgeschichtlicher Bedeutung dürfte die Palette von *Kuphus* sein, weshalb ich mir eine diesbezügliche eingehendere Untersuchung für die Zukunft vorbehalte.

Der Stiel der *Kuphus*-Palette (Abb. 101) ist kräftig und dick und geht unmerklich in das Palettenblatt über. Ja, es hat den Anschein, als ob das Palettenblatt nichts weiter darstellt als eine trichterförmige Erweiterung des oberen Stielendes. Die Ähnlichkeit mit einem Gliede einer jungen *Bankia*-Palette ist auffallend. Sollte das Palettenblatt von *Kuphus* einen einheitlichen inneren (also nicht lamellösen) Bau aufweisen, so dürfte dieses Genus noch unterhalb von *Neobankia*,

also an die Basis des Stammbaumes zu stehen kommen. Für eine solche Stellung spräche auch die Seltenheit und das begrenzte Vorkommen



Abb. 101. Palette von *Kuphus*. Nach LAMY.

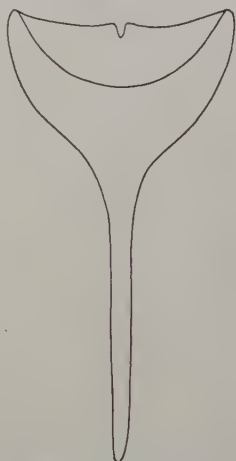
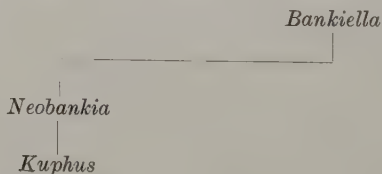


Abb. 102. Palette von *Teredo manni* WRIGHT. Nach LAMY.

sowie die abweichende Lebensweise dieses eigentümlichen Tieres, das bekanntlich nicht im Holz sondern im Meeressand lebt und von dem wir bisher leider nur Bruchstücke kennen.

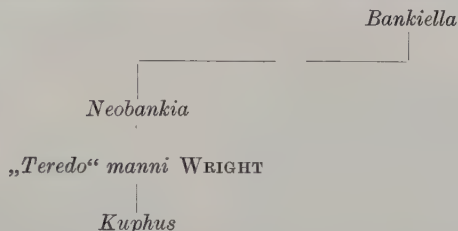
Stammbaumskizze über die mutmaßliche Stellung von Kuphus.



In diesem Zusammenhang muß ferner erwähnt werden, daß, wie bereits LAMY (1926) bemerkt, die Palette von *Teredo manni* WRIGHT derjenigen von *Kuphus* sehr ähnlich ist, was eventuell eine systematische Umgruppierung zur Folge haben kann. Wenn aber LAMY (l. c.) auf Grund der Ähnlichkeit zwischen der *Kuphus*-

und *Manni*-Palette zu dem Schluß kommt, daß dadurch das Genus *Kuphus* überflüssig geworden sei und als Synonym unter *Teredo* angeführt werden müsse, so ist dies, wenn nicht ein irrümlicher, so doch voreiliger Ausspruch. Es kann leicht möglich sein, daß die Paletten von *Kuphus* und *Teredo manni* WRIGHT nicht lamelloser Natur sind. Dann stellt eben *Teredo manni* WRIGHT (Abb. 102) den Übergang von *Kuphus* zu *Neobankia* dar und muß zu dem Genus *Kuphus* gestellt werden. Dann ließe die Basis des Stammbaumes an Vollständigkeit nichts zu wünschen übrig.

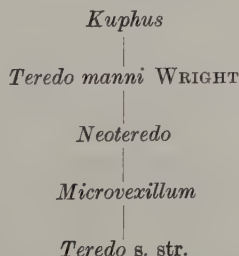
Stammbaumskizze der mutmaßlichen Stellung von *Kuphus* und *Teredo manni* WRIGHT.



Es würde sich dann allerdings ein neues schwieriges Problem erheben, nämlich, warum die Terediniden von der einblättrigen zur vielblättrigen Palettenform übergingen, um schließlich wieder bei der einblättrigen zu landen. Allerdings stünde dieser Fall nicht vereinzelt in der Stammesgeschichte da, und die Tatsache, daß die Einblättrigkeit sekundär auf eine andere Weise erreicht wird, könnte als ein neuerlicher Beweis für den oftmals angezweifelte DOLLOschen Satz von der Irreversibilität der phylogenetischen Entwicklung gelten.

Sollte sich jedoch bei einer zukünftigen Untersuchung herausstellen, daß die Paletten von *Kuphus* und *Teredo manni* WRIGHT einen lamellosen Feinbau besitzen, dann hätte LAMY mit seiner Bemerkung nicht so ganz unrecht. Allerdings bliebe dann immer noch die abweichende Lebensweise von *Kuphus* bestehen, der ich einen höheren systematischen Wert beimesse als dies LAMY tut. In diesem Falle müßten dann *Teredo manni* WRIGHT und *Kuphus* anstatt an der Basis, an der Spitze des Teredinidenstammbaumes stehen, und ließ sich von *Teredo* s. str. über *Microvexillum* und *Neoterodo* eine gerade Linie zu *Teredo manni* WRIGHT und *Kuphus* führen.

Stammbaumskizze (2) der mutmaßlichen Stellung von *Teredo manni* WRIGHT und *Kuphus*.



Was die Paletten von *Bactronophorus* betrifft, so verweise ich auf die früheren Schilderungen. Wir hatten bezüglich des Feinbaues vier Möglichkeiten aufgestellt, deren endgültige Kombination zukünftigen Forschungen vorbehalten

sein soll. Wenn man von dem Gedanken ausgeht, daß das primäre Blatt der Palette von *Bactronophorus* den typischen Bau der *Teredo*-Palette aufweist, dann muß *Bactronophorus* seine Stelle im Stammbaume des Genus *Teredo* bekommen. Wo sich aber diese Stelle findet, dürfte selbst bei eingehender Kenntnis der *Bactronophorus*-Palette schwer zu entscheiden sein.

Es bestehen aber noch weitere Möglichkeiten, auf die wir vorhin nicht hinwiesen, die aber jetzt, nach Kenntnis der Paletten von *Kuphus* und *Teredo manni* WRIGHT erwähnt werden müssen.

Es ist nämlich auch denkbar, daß das von uns kurz als primäres Blatt bezeichnete Palettenblatt keinen lamellosen Aufbau zeigt, mithin einem einzigen Gliede einer *Bankia*-Palette gleichkommt. Wenn dies der Fall wäre, dann müßte *Bactronophorus* an die Basis des Stammbaumes gestellt werden, und zwar in nächster Nähe von *Kuphus* und *Teredo manni* WRIGHT, vorausgesetzt, daß die beiden letztgenannten Formen ebenfalls ein einfaches, nicht lamellöses Palettenblatt besitzen.

Dieser kurze Hinweis mag zur Orientierung über die Möglichkeiten, aber auch über die Schwierigkeiten, die sich einer diesbezüglichen zukünftigen phylogenetischen Untersuchung bieten, dienen. Es zeigt sich, daß wir in einen ganzen Rattenkönig von Vermutungen und Hypothesen kommen, Vermutungen, die alle ihre vorläufige Berechtigung haben, von denen aber nur eine berufen ist, späterhin einmal den stolzen Namen Theorie zu führen.

VIII. Die Kalkröhren der Terediniden.

Wie schon des öfteren erwähnt, scheiden die Terediniden eine Kalkmasse ab, die die Innenseite der Wohnröhre vollkommen auskleidet und den Weichkörper des Tieres gegen die Rauigkeiten des Holzes schützt. Ursprünglich mag dieser Kalkmantel zum Schutze gegen äußere, auf das freilebende Tier wirkende Einflüsse angelegt worden sein, wie wir das heute noch bei *Kuphus* beobachten.

Die Kalkröhre der Terediniden besteht aus einer einheitlichen Kalzitmasse, hat also nicht mit den Schalen, aber um so mehr mit den Paletten Ähnlichkeit. Meine Vermutung geht dahin, daß die Paletten als Derivate des letzten Kalkröhrenabschnittes aufzufassen sind. Eine Stütze findet diese Vermutung in der Tatsache, daß der hinterste Körperabschnitt, also der kragenförmige, die Siphonbasis umfassende Ring nichts weiter darstellt als den nach innen umgekrempelten Mantel. Diese ursprüngliche Außenseite scheidet natürlich Kalk ab, und zwar ist es dieselbe Masse, die einige wenige Zentimeter rostralwärts ebenfalls sezerniert wird und zur Bildung der Kalkröhre Verwendung findet. Wir haben fernerhin bei der Untersuchung über die Entstehung der Paletten festgestellt, daß deren Form nur dadurch zustande kommt, daß die Kalzitmasse in eine von Mantellinnen- und Siphonenaußenrand gebildete Form abgeschieden wird.

Jedenfalls zeigt die Kalkröhre keinerlei Beziehungen zur Schale, wird aber wie alle Kalkgebilde der Lamellibranchier von einem Conchiolingerüst durchzogen.

Über die Einzelheiten, die an dem Ende der Kalkröhre, also an der

Öffnung ausgebildet sind, läßt sich nicht viel sagen, da hierüber noch viel zu wenig bekannt ist.

Wir wollen uns nur noch kurz mit einer Frage beschäftigen und zwar mit der, ob der Mantel in seiner ganzen Ausdehnung Kalk abscheidet, oder ob nur die vordere, hinter den Schalen gelegene Partie dazu fähig ist.

Die Zellen der Mantelaußenseite geben uns hierüber keinen rechten Aufschluß. Sie haben an jeder Stelle gleiches Aussehen und sind von niedriger, pflasterförmiger Gestalt. SIGERFOOS (1908) erwähnt kleine Konkregationen die unter dem Epithel im ganzen Mantelgewebe verteilt sind, und die er als Reservestoffe für die Kalkbildung ansieht. Es war mir

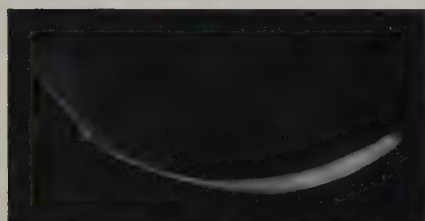


Abb. 103.



Abb. 104.



Abb. 105.

Abb. 103—105. Querschnitte durch verschiedene Partien der Kalkröhre von *T. navalis*. Näheres siehe Text. Vergr. 8×.

nicht möglich, diese Partikelchen auf meinen Schnitten zu entdecken, es ist jedoch denkbar, daß die Substanzen durch die Vorbehandlung mit den verschiedensten Fixierungs- und Farbgemischen gelöst worden waren.

Wir haben aber noch eine andere Möglichkeit, um festzustellen, ob nur ein Teil oder der ganze Mantel die Röhre abscheidet.

Wenn man die Dicke der Kalkröhre untersucht, so kommt man zu dem Ergebnis, daß diese vom vorderen, geschlossenen Ende bis zum hinteren offenen Ende stetig zunimmt. Die Abb. 103—105 zeigen Querschnitte durch den vorderen, mittleren und hinteren Abschnitt einer etwa 10 cm langen Kalkröhre von *T. navalis*. Der Durchmesser des Kalkmantels zeigt eine fortschreitende Dicke. Besonders dick ist der Kalkbelag der Wohnröhrenöffnung selbst, so daß man annehmen muß, daß hier eine außergewöhnlich starke Abscheidung erfolgt.

IX. Zusammenfassung.

Sowohl der Verschiedenartigkeit des Stoffes, als auch der Menge der Detailergebnisse wegen wurden ausführliche Zusammenfassungen bereits im Text, am Schlusse kleinerer oder größerer Kapitel gegeben. Um Wiederholungen zu vermeiden, sind in der Hauptzusammenfassung nur die allerwichtigsten Punkte erwähnt.

I. Die Schale.

1. Die Teredinidenschale weist die für alle Lamellibranchier charakteristischen drei Schichten auf. Feil- und Zahndreieck zeigen eine abweichende Lagerung, indem die Perlmutterschicht in Gestalt von Einzelstreifen die Prismenschicht durchdringt und auf diese Weise eine Verstärkung des betreffenden Schalenteiles bewirkt.

2. An den dorsalen Tuberkeln wurden besondere Differenzierungen entdeckt, die für beide in Frage kommenden Bohrbewegungen von besonderer Bedeutung sind.

3. Variabilitätsuntersuchungen und Messungen führten zu dem Ergebnis, daß die Schale zu Zwecken der Systematik kaum herangezogen werden kann, und daß alle zukünftigen Untersuchungen, die auf eine systematische Verwertung der Schalenmerkmale abzielen, nach den hier angeführten Richtlinien vorgenommen werden müssen.

4. Die Tuberkel und ihre Differenzierungen stellen die systematisch wichtigsten Schalenmerkmale dar.

5. Die von den Schalen umkleideten Weichteile (Fuß, Mantelvelum usw.) dienen teils dem Verschluß der Kalkröhre, teils dem Transport der abgeraspelten Holzteilchen nach der Mundöffnung. Der unterschiedlichen Ausbildung der einzelnen Partien des Fußes entspricht eine verschiedene Funktion.

II. Die Paletten.

1. Die ungefederte, einblättrige Palette vom *Teredo*-Typus ist von der gefiederten vom *Bankia*-Typus abzuleiten.

2. Die Paletten werden in der Hauptsache durch drei Muskeln bzw. Muskelgruppen bewegt, von denen zwei (unter normalen Verhältnissen) die Paletten tief in die Wohnröhre hineinziehen, einer die Paletten (bei gereiztem Zustande des Tieres) nach der Wohnröhrenöffnung zu schiebt und diese verschließt.

3. Die Paletten gelangen in einer besonderen Tasche am Hinterende des Tieres zur Abscheidung, der Palettenstiel entsteht in der Stielscheide, die gleichzeitig die Aufgabe hat, den Stiel und somit die ganze Palette zu fixieren.

4. Die Paletten eignen sich zu Zwecken der Systematik ungleich besser als die Schalen. Die Paletten können zur Aufstellung von Genera

und Subgenera Verwendung finden; Artunterschiede sind bedeutend schwieriger festzustellen.

III. Die Stammesgeschichte der Terediniden.

1. Die Stammesgeschichte der Terediniden läßt sich auf Grund der Paletten feststellen.

2. Der Stammbaum der Genera *Bankia* und *Teredo* dürfte im großen ganzen den hier angegebenen Zügen folgen.

3. Die stammesgeschichtliche Stellung der Genera *Bactronophorus*, *Uperotus* und *Kuphus*, ebenso die der Spezies *Teredo manni* WRIGHT ist noch dunkel. Ein diesbezüglicher Bescheid wurde durch die ungenügende Kenntnis der Palettenformen verhindert.

IV. Die Kalkröhren der Terediniden.

1. Die Kalkröhren der Terediniden weisen denselben Feinbau auf wie die Paletten.

2. Die Paletten können als Derivate des hintersten Abschnittes der Kalkröhre betrachtet werden.

3. Der Mantel besitzt in seiner ganzen Ausdehnung die Fähigkeit der Kalkabscheidung, wie aus dem Wachstum der Dicke des Kalkbelages, nach der Öffnung der Wohnröhre zu, deutlich hervorgeht.

Zum Schlusse drängt es mich, allen denen meinen aufrichtigsten Dank abzustatten, die mir teils durch wertvolle Ratschläge, teils durch Beschaffung von Material und Literatur bei der Ausführung der Arbeit behilflich waren. In erster Linie danke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN für die Stellung des Themas und die Leitung der Arbeit. Aber nicht nur seine direkten Ratschläge und Angaben, sondern auch seine in der persönlichen Unterhaltung oder in Vorlesungen und Seminaren geäußerten Ideen sind für die Arbeit bedeutungsvoll geworden und haben im theoretischen Teile ihren Niederschlag gefunden.

Mein Dank wendet sich ferner an Herrn Dr. F. HAAS, Kustos am Senckenbergmuseum, der mir seine reiche Sach- und Literaturkenntnis jederzeit zur Verfügung stellte und mich auf manche Probleme aufmerksam machte, die mir sicherlich entgangen wären. Ähnlichen Anteil an der Arbeit nahm Herr Prof. Dr. RUDOLPH RICHTER, dem ich für seine mannigfaltigen Aufklärungen bezüglich der Biologie der Terediniden meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Ferner bin ich Herrn Prof. Dr. RICHTER noch für die Beschaffung von Material zu Dank verpflichtet. Weitere Materialsendungen sowie gelegentliche Literaturhinweise verdanke ich den Herren Dr. Dr. F. MOLL, Dr. S. JAECKEL und Dr. F. ROCH. Den Herren Prof. Dr. G. WÜLKER und Priv.-Doz. Dr. W. KUHL danke ich bestens für manchen wertvollen Literaturhinweis. Auch dem Zoolog. Museum, sowie dem Inst. für Meereskunde, beide in Berlin, danke ich für die Zusendung von Material.

Literaturverzeichnis.

Alle rein systematischen Schriften sind nur dann aufgenommen worden, wenn sie im Text zitiert wurden; bezüglich der übrigen verweise ich auf Lamy (1926).

1. **Barrows, A. L.:** An unusual extension of the distribution of the shipworm in San Francisco Bay, California. Univ. California Publ. Zool. **18**, 27 (1917). —
2. **Bartsch, P.:** Additions to our knowledge of shipworms. Proc. Biol. Soc. Washington **36** (1923). — 3. A new shipworm. Ebenda **33**, 69 (1920). — 4. A monograph of the american shipworms. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington **122** (1922). —
5. **Baumhauer, E. H. von:** Sur le Taret et les moyens de préserver les bois des ses dégâts. Arch. neerl. Sci. natur. **1**, 1 (1866). — 6. **Beuk, St.:** Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von *Teredo* L. Arb. zool. Inst. Wien **1899**. —
7. **Blum, H. F.:** On the effect of low salinity on *Teredo navalis*. Univ. California Publ. Zool. **22**, 349 (1922). — 8. **Brown, A. P. and Pilsbry, H. A.:** The fauna of the Gatun formation, Isthmus of Panama. Proc. Acad. natur. Sci. Philad. **1911**, 336. — 9. **Calman, W. T.:** Notes on marine wood boring animals. London, Proc. zool. Soc. **1920**. — 10. **Clapp, W. F.:** New species of shipworms in Bermuda. Proc. amer. Acad. Arts a. Sci. **59**, 279 (1924). — 11. **Cossmann et Peyrot:** Conchologie néogénique de l'Aquitaine. Sup. aux *Pelecypodes*. Actes Soc. Linn. Bordeaux **68**, 361 (1914). — 12. **Dainelli, G.:** Fossili eocenici della Croazia Costiera. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Pisa **32**, 3 (1919). — 13. **Deshayes:** Exploration scientifique de l'Algérie. Histoire naturelle des mollusques. Mollusques acéphales. Paris 1844 bis 1848. — 14. **Doncieux, L.:** Catalogue descriptif des fossils nummulitiques de l'Aude et de l'Herault. 2. Partie. Ann. Univ. Lyon **30** (1911). — 15. **Dore, W. H. and Miller, R. C.:** The digestion of wood by *Teredo navalis*. Univ. California Publ. Zool. **22**, 383 (1923). — 16. **Gardner, J.:** New species of mollusca from the eocene deposits of South Western Texas. Prof. Pprs. U. S. Geol. Surv. **131**, 109 (1923). — 17. **Gatliff, H. J. and Gabriel, C. J.:** Notes on some victorian species of *Teredo*. Proc. roy. Soc. Victoria **28** (N.S.), 115 (1916). — 18. **Gothan, W.:** Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Das Leben der Pflanze **6**, 4. Stuttgart 1913. —
19. Paläobotanik. Sammlung Götschen, Nr 828. Berlin und Leipzig 1920. —
20. **Grönwall, K. A. and Harder, P.:** Paleocaen ved Rugaard i Jydland ag dets Fauna. Danmarks geologiske Undersøgelse, 2. R., **18** (1907). — 21. **Hall, W. J. and Standen, R.:** On the mollusca of a raised coral reef on the read sea coast. J. Conch. **12**, 65 (1907). — 22. **Harrington, C. R.:** A note on the physiology of the shipworm. Biochem. J. **15** (1921). — 23. **Hatschek, B.:** Über die Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arb. zool. Inst. Wien **1880**. — 24. **Hedley, Ch.:** The marine wood borers of Australia and their work. Rep. eight meet. Austral. Assoc. Adv. Sci. Melbourne 1901. — 25. **Holzapfel:** Die Mollusken der Aachener Kreide. Palaeontographica **30**, 139 (1888/89). — 26. **Home:** The anatomy of *Teredo*. Philosophic. Transact. **1806**. — 27. **Jeffreys, J. G.:** A synoptical list of the British species of *Teredo* with a notice of the exotish species. Ann. Mag. Nat. Hist. (3), **6**, 121 (1860). — 28. **Jessen, A. and Odum, H.:** Senon og Danien ved Voxlev. Danmarks geol. Under. (2), **39** (1923). — 29. **Kayser, E.:** Lehrbuch der Geologie. Geol. Formationskde II, **4** (1924), 6. und 7. Aufl. Stuttgart 1924. — 30. **Lamy, E.:** Revision des Teredinidae vivants du museum d'histoire naturelle de Paris. J. Conchyl. **70**, 201 (1926). — 31. Formations adventices chez les mollusques lamelli-branches perforants. C. R. Congr. Soc. Savantes Dijon **1924**, 243. — 32. Les Tarets de la Mer Rouge. Bull. Mus. Paris **29**, 175 (1923). — 33. **Lazier, E. L.:** Morphology of the digestive tract of *Teredo navalis*. Univ. California Publ. Zool. **22**, 455 (1924). — 34. **Mark, E. L.:** Marine borers in Bermuda. Proc. amer. Acad. Arts a. Sci. **59**, 259 (1924). — 35. **Miller, R. C.:** Variations in the shell of *Teredo navalis* in San Francisco Bay. Univ. California Publ. Zool. **22**, 293 (1922). — 36. Variations of

the pallets of *Teredo navalis* in San Francisco Bay. Ebenda S. 401. — 37. The boring mechanism of *Teredo navalis*. Ebenda **26**, 41 (1924). — 38. Wood boring mollusks from the Hawaiian, Samoan and Philippine Islands. Ebenda **26**, 145 (1924). — 39. **Moll, F.:** Die Bohrmuschel (Genus *Teredo* L.). Naturwiss. Z. Land- u. Forstw. **12** (1914). — 40. Die Bohrmuschel (*Teredo navalis*) in der älteren Literatur. Arch. Gesch. Math. usw., S. 123. Leipzig 1928. — 41. **Orton, J. H.:** Preliminary account of a contribution to an evaluation of the Sea. J. Mar. biol. Assoc. Plymouth **20**, 312 (1913/15). — 42. Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. Ebenda **12**, 339 (1919/22). — 43. **Potts, F. A.:** The structure and function of the liver of *Teredo*. Proc. Cambridge philos. Soc. (Biol. Sci.) **1**, Nr. 1 (1923). — 44. **Quaas, A.:** Beitrag zur Kenntnis der Fauna der oberen Kreidebildung der lybischen Wüste. (Überwegischichten und Blättertone.) Palaeontographica, 2. Teil, **30**, 153 (1883—1903). — 45. **Quatrefages, M. A. de:** Mémoire sur le genre Taret. Ann. Sci. natur. Paris (3), Zool. **1849**, 19. — 46. L'embryogénie des Tarets. Ebenda, S. 202. — 47. Note sur le développement de l'oeuf et de l'embryon chez les Tarets. Ebenda **9**, 33 (1848). — 48. **Schütze:** Die bohrenden und schmarotzenden Fossilien der schwäbischen Meeresmolasse. Jber. Ver. vaterländ. Naturkde Württembergs, S. 531., Stuttgart 1907. — 49. **Sigerfoos, Ch. P.:** Natural history organisation, and late development of the Teredinidae, or shipworms. Bull. Bur. Fish **27**, 191 (1907). — 50. **Wanner, J.:** Die Fauna der obersten weißen Kreide der lybischen Wüste. Palaeontographica, 2. Teil, **30**, 91 (1883 bis 1903). — 51. **Wetzel, W.:** Über ein Kieselholzgeschiebe mit Teredonen aus den Holtenauer Kanalaufschlüssen. 62.—68. Jber. naturhist. Ges. Hannover **1919**, 20.

Erklärung der Abkürzungen.

- AK* = Analkanal;
Bg = Blutgefäß;
BR = Branchialrinne;
D = Darmtractus;
E = Eier;
Eg = Egestionsöffnung;
Es = Eingeweidesack;
H = Hoden;
Hs = Hodenschlauch (im letzten Körperabschnitt Samenleiter);
IMR = Innerer Mantelrand;
K = Kieme (Hauptkieme);
K₁ = Vorderkieme;
Kr = Kristallstielsack mit Kristallstiel;
Mdd = Mitteldarmdrüse;
Mu = Mund;
N = Niere;
Ov = Ovar;
P = Pericard;
S = Schale;
S₁ = vorderer Schalenschließer, gelegentlich auch mit *M₁* bezeichnet;
S₂ = hinterer Schalenschließer, gelegentlich auch mit *M₂* bezeichnet;
SM = schalenabscheidender Teil des Mantels;
T₁ = Tasche des dorsalen Tuberkels;
T₂ = Tasche des ventralen Tuberkels;
V = Velum.

EINGESCHLEPPTE TIERE IN BERLINER GEWÄCHSHÄUSERN.

Von

CAESAR R. BOETTGER.

(Berlin.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Mai 1929.)

Es ist bekannt, wie leicht die verschiedensten Tiere mit Pflanzen verschleppt werden können, und zwar in allen möglichen Altersstadien, von dem Ei und der Larve bis zum ausgebildeten Tier. An den Wurzelballen der eingeführten Gewächse hängen oft nicht unbedeutende Mengen von Erdrreich, was wiederum die Möglichkeit der Verschleppung von Tieren erweitert. Auch mit allerlei Packmaterial mögen Tiere ausgebreitet werden. Begünstigt wird die Verschleppung mit lebenden Pflanzen für viele Tiere dadurch, daß meist eine gewisse Feuchtigkeit gewährleistet ist, was vor allem bei vielen Feuchtlufttieren wichtig erscheint und sie vor einer Austrocknung und dem Tode bewahrt. So können oft auch Tierarten, die an das Vorhandensein von Feuchtigkeit gebunden sind, beträchtliche Reisen unbeschädigt überdauern. Das gilt auch für viele Wassertiere, die vor allem als Laich oder in jungen Exemplaren, in feuchte Pflanzen verpackt, sich außerhalb des Wassers lange Zeit lebensfähig erhalten können.

Aber die Gründung neuer Kolonien der Art durch solche verschleppte Tiere ist doch beschränkt, hauptsächlich wohl durch klimatische Faktoren. Allerhand andere Hemmnisse mögen hinzukommen, wie die Abhängigkeit von bestimmten Pflanzen, wie das besonders bei vielen Insekten auffallend ist, und ähnliches. Aber für Mitteleuropa trifft doch unser kalter Winter am einschneidendsten die Auslese unter den Neuankömmlingen. Mag auch vielleicht im Sommer sich eine Kolonie irgendeines südlichen Tieres bilden, der Winter wird sicher den ganzen Bestand vernichten.

In den Gewächshäusern jedoch sind die mit Pflanzen eingeschleppten südlichen Tiere vor den Unbilden unseres Klimas bewahrt und die künstlich gleichmäßige Temperatur ermöglicht es mancher Art, sich für kürzere oder längere Zeit anzusiedeln. Und zwar können sich in den Gewächshäusern oft Tiere recht verschiedener ökologischer Herkunft ansiedeln, je nach der Vielseitigkeit der Schlupfwinkel. Hauptsächliches Erfordernis aber ist, daß sich die Tiere mit der Störung durch die ord-

nenden Arbeiten des Gärtners abfinden können. Wichtig ist ferner, daß die Tiere dem Menschen nicht lästig werden und keinen Schaden verursachen, etwa durch Benagen der Pflanzen. In diesem Falle wird ihnen erbitterter Kampf angesagt. Dennoch finden viele Tiere derart zusagende Lebensbedingungen in den Gewächshäusern, daß sie trotz energischer Verfolgung stets da sind und durch große Fruchtbarkeit immer wieder die durch das Wegfangen entstandenen Lücken in ihrem Bestande schließen. Ich erinnere in diesem Zusammenhang an die heftigen Kämpfe des Gärtners mit den Nacktschnecken, meist allerdings bei uns indigenen Arten, die auch immer wieder aufs neue in die Gewächshäuser eingeschleppt werden.

Für die einheimische Fauna bietet sich auch reichlich Gelegenheit, in die Gewächshäuser einzudringen. Viele ihrer Vertreter finden dort zusagende Lebensbedingungen und können stark überhand nehmen; andere dagegen gedeihen schlecht. Mit der indigenen Fauna wandern oft auch einige fremde Tiere, die bereits Mitglieder unserer Adventivfauna geworden sind, in die Gewächshäuser ein. Meist kommen sie dort gut fort, denn sie scheuen ja die Nähe des Menschen und seine Kulturarbeiten nicht. Trotzdem lassen sich bei ihnen gewisse graduelle Unterschiede in der Besiedlung der Warmhäuser feststellen. Beispielsweise liegt der Schwerpunkt der Verbreitung der Nacktschnecke *Arion hortensis* FÉR. durchaus im Freien, von wo aus sie wie viele indigene Arten immer aufs neue in die Gewächshäuser eindringt. Dahingegen findet sich *Oxychilus* (*Oxychilus*) *draparnaldi* BECK, das gegen Winterkälte nicht sehr widerstandsfähig zu sein scheint, bei uns besonders individuenreich in Gewächshäusern und anderen Gebäuden, wo die Tiere der Kälte entzogen sind. Von hier aus wird das Freiland stets wieder besiedelt.

Zwecks Feststellung der eingeschleppten Tiere wurden hauptsächlich in den Jahren 1927 und 1928 verschiedene Gewächshäuser in Berlin unter Kontrolle gehalten. Und zwar wurden die Warmhäuser durchaus verschiedenartiger Anstalten geprüft. Einmal waren es die Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem, dann diejenigen einer großen Handelsfirma, der Gartenbaugroßbetriebe des Herrn HERMANN ROTHE in Berlin-Zehlendorf¹. Endlich wurden die Aquarien der bedeutenden Zoologischen Handlung der Herren SCHOLZE und PÖTZSCHKE in Berlin hauptsächlich auf etwa eingeschleppte Weichtiere hin durchgesehen.

¹ Eine weitere große Anstalt für Gartenkultur in Berlin, die des Herrn L. SPÄTH, Berlin-Baumschulenweg, konnte leider nicht auf eingeschleppte Arten hin geprüft werden. Mir wurde auf Anfrage der schriftliche Bescheid, daß sich in den Gewächshäusern dieser Firma keine Schnecken und ähnliche Tiere befänden. Es scheint also, als ob man dort auf die Gewächshausfauna nicht aufmerksam geworden ist, wenn auch sicher das Unterpersonal einen Vernichtungskrieg gegen das „Ungeziefer“ führen wird.

Nicht alle Tiergruppen konnten gleichmäßig auf eingeschleppte Arten hin durchforscht werden. Am eingehendsten habe ich mich mit den Mollusken beschäftigt und die aufgefundenen Arten genau unter Aufsicht gehalten. Alle anderen Tiere wurden eigentlich nur nebenher gesammelt. Dennoch ist ein nicht unbeträchtliches Material zusammengekommen. Besonders individuenreich sind darunter die Myriopoden, Asseln, Spinnen, Regenwürmer und Orthopteren. Außer letzteren wurde den Insekten die geringste Aufmerksamkeit gewidmet, da ihr Fang meist andere Methoden als die der von mir bevorzugten Gruppen erfordert hätte. Die Zahl der eingeschleppten Insekten mag daher viel höher sein; vor allem fremdländische Ameisen findet man besonders in manchen Gewächshäusern in Dahlem nicht selten.

Zu besonderem Dank verpflichtet bin ich Herrn Prof. Dr. L. DIELS, dem Direktor des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem, für die große Zuvorkommenheit, mir in allen Anlagen des Botanischen Gartens ungehinderten Zugang zwecks Ausführung meiner Beobachtungen zu gestatten. Auch gebührt mein Dank den beiden Firmen, die mir die Untersuchungen in ihren Betrieben erlaubten: der Gartenbauanstalt des Herrn HERMANN ROTHE in Berlin-Zehlendorf und der Zoologischen Handlung der Herren SCHOLZE und PÖTZSCHKE in Berlin. Endlich wäre noch den Herren zu danken, die teilweise die wissenschaftliche Bestimmung des Materials ausführten: den Herren Prof. Dr. H. KUNTZEN in Berlin (*Coleoptera*), Prof. Dr. W. MICHAELSEN in Hamburg (*Oligochaeta*), Prof. Dr. W. RAMME in Berlin (*Orthoptera*), Prof. Dr. P. SACK in Frankfurt a. M. (*Diptera*), Prof. Dr. A. SCHELLENBERG in Berlin (*Isopoda*), Dr. E. SCHENKEL in Basel (*Arachnoidea*), Dr. K. W. VERHOEFF in Pasing (*Myriopoda*, *Isopoda*), Mr. BRYANT WALKER in Detroit (*Planorbis*), sowie Herrn Dr. W. ARNDT in Berlin, der mir bei der Verteilung des Materials behilflich war. Nach der Bearbeitung ist dieses von mir dem Zoologischen Museum in Berlin überwiesen worden.

A. Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem.

In dem Botanischen Garten wurde hauptsächlich die Fauna der Gewächshäuser untersucht und diese ausschließlich für diese Arbeit verwertet, Untersuchungen, wie sie ähnlich im Jahre 1896 für die Gewächshäuser des Jardin des Plantes in Paris ausgeführt wurden (1, 2). Den Garten selbst auf seine Fauna hin auch nur annähernd erschöpfend zu behandeln, übersteigt die Arbeitskraft eines einzelnen und bedarf weit längerer Untersuchungszeiten, um etwa eine gleiche Bearbeitung zu erzielen, wie sie für die Royal Botanic Gardens, Kew (England) vorliegen (3). Was die Spezialgebiete des Autors, die Malakozoologie, anbelangt, so ist zu bemerken, daß die Weichtierfauna im allgemeinen als ziemlich spärlich zu bezeichnen ist. Zweck dieser Ausführungen ist

es vielmehr zu zeigen, wie viele ausländische Tiere in den Gewächshäusern zu leben vermögen, wo sie den Unbilden unseres Klimas und bis zu einem gewissen Grade auch dem Kampf ums Dasein entzogen sind, andererseits auch manche Tiere unserer indigenen Fauna zu nennen, die in den Gewächshäusern passende Standorte gefunden haben. Besonders reichlich und mannigfaltig war die Fauna in den Anzuchtstreibhäusern, die dem Publikum nicht zugänglich sind. Bei dem größeren Wechsel von Pflanzen und der Tatsache, daß die meisten frisch importierten Gewächse zuerst in diesen Häusern Aufnahme finden, sind hier die größten Möglichkeiten für die Einschleppung von Tieren gegeben.

1. Oligochaeta.

Herr Prof. Dr. W. MICHAELSEN stellte in dem individuenreichen Material an Regenwürmern folgende europäisch-östlich nordamerikanische Arten fest: *Lumbricus rubellus* HOFFMSTR., *Dendrobaena subrubicunda* EISEN, *Bimastus tenuis* EISEN und *Eisenia foetida* SAV., die weltweit verbreitete Verschleppungsarten sind, alles Vertreter der in dem genannten Gebiet verbreiteten Familie *Lumbricidae*. Ihre heutigentags weite Verbreitung haben sie zweifellos vielerorts unter Beihilfe des Menschen erlangt, so daß es nicht für alle sicher ist, ob sie tatsächlich als einheimisch zu bezeichnen sind. Für eine der genannten Arten, *Bimastus tenuis* EISEN, ist es sogar wahrscheinlich, wenn auch nicht sicher, daß ihre Urheimat das östliche Nordamerika ist, womit also die Art für Berlin zur Adventivfauna rechnet. Von eingeschleppten Arten wäre also zu nennen:

1. *Bimastus tenuis* EISEN.

Heimat: Wahrscheinlich östliches Nordamerika. Die Art ist heute in Deutschland recht verbreitet.

Von weiteren eingeschleppten, tropischen Arten wurden beobachtet:

2. *Pheretima* sp. (? *rodericensis* GRUBE).

Heimat der Gattung *Pheretima*: Südostasiatisches und malayisches Gebiet. Dieser tropische Regenwurm wurde schon früher in Warmhäusern gefunden.

3. *Microcolex phosphoreus* DUG.

Heimat: Mutmaßlich südlichstes Südamerika. Die Art ist heutigentags kosmopolitisch und in Europa in den Warmhäusern keine seltene Erscheinung.

2. Isopoda.

Die Asseln meiner Ausbeute wurden von Herrn Prof. Dr. A. SCHELLENBERG durchgesehen, die indigenen Arten bestimmt und die fremden an Herrn Dr. K. W. VERHOEFF zwecks Nachprüfung oder Bestimmung weitergeleitet. An ursprünglich bei uns einheimischen Arten wurden

festgestellt *Oniscus asellus* L., *Hyloniscus vividus* VERH. und *Porcellio scaber* LATR. An eingeschleppten Arten fanden sich:

4. *Androniscus dentiger* VERH.

Heimat: Mediterrangebiet.

5. *Pentheus globator* BRANDT und RATZ.

Heimat: Mediterrangebiet.

6. *Armadillidium nasutum* B. L.

Heimat: Mediterrangebiet. Bereits mehrfach in Treibhäusern gefunden.

Ferner wurde von Herrn Dr. K. W. VERHOEFF in meinem Material eine neue Subspezies des *Cordioniscus stebbingi* PAT. entdeckt. Die Heimat dieser Art ist bisher noch unbekannt. Die Originalexemplare der Art sind ebenfalls Gewächshaustiere. Herr Dr. K. W. VERHOEFF war so liebenswürdig, die neue Subspezies zu bearbeiten und mir folgenden Beitrag zu meiner Arbeit hierüber zu übersenden:

„Beschreibung einer neuen Assel aus einem Berliner Gewächshaus.

Von Dr. K. W. VERHOEFF.

7. *Cordioniscus stebbingi boettgeri* VERHOEFF nov. subsp.

Ursprüngliche Heimat: Unbekannt. Originalexemplar: Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem.

Im Jahre 1907 wurde von A. PATIENCE ein *Trichoniscus stebbingi* aus Gewächshäusern in und bei Glasgow beschrieben und durch eine Tafel erläutert, deren Abb. 4 und 7 aber zweifellos als schematisiert zu betrachten sind (4).

In seinen „Trichoniscinen der Umgebung von Bonn“ machte 1914 W. GRAEVE aus Orchideenkulturen in Mehlem bei Bonn eine mit *stebbingi* sehr nahe verwandte Form bekannt, welche er *Cordioniscus stebbingi rhenanus* nannte (5), indem er also auf diese beiden Formen die neue Gruppe *Cordioniscus* aufstellte, besonders ausgezeichnet durch den dicken Genitalkegel und die Gestalt der ersten Pleopoden des Männchens (Abb. 1). Die von GRAEVE beigebrachten Abbildungen sind wesentlich genauer als diejenigen von PATIENCE, namentlich bezüglich der Gliedmaßen und Mundteile, weshalb ich auch einen mir vorliegenden, leider nur in einem einzigen Männchen vertretenen *Cordioniscus* mit der Form GRAEVES besser vergleichen kann als mit der von PATIENCE beschriebenen.

Das als *boettgeri* hervorzuhebende Männchen aus Berlin unterscheidet sich von *stebbingi* und *rhenanus*

1. durch den zwar dicken, aber nicht keuligen, vielmehr fast parallelsichtigen Genitalkegel (*k*, Abb. 1), der außerdem in der Endhälfte eine

lappenartige vorragende Medianleiste besitzt (*l*). Der kleine dreieckige Endkegel *k* ist bezeichnend für alle *Cordioniscus*-Formen;

2. sind die zweiten Exopodite (*2. ex*, Abb. 2) des Männchens viel größer als bei den zwei anderen Formen. Während sie bei *rhenanus* über das Grundglied der zweiten Endopodite gar nicht vorragen und bei *stebbingi* nur wenig, zugleich quer-oval gestaltet sind, reichen sie bei *boettgeri* bis zur Mitte des langen Endgliedes der zweiten Endopodite. Zugleich springen sie nach hinten innen dreieckig vor und sind ungefähr so lang wie breit;

3. ist diese Form von *rhenanus* durch die an allen Beinpaaren einfachen Stachelborsten unterschieden, während sie bei jenem am Ende mehr oder weniger in divergierende Fasern zerschlitzt sind. Wie sich

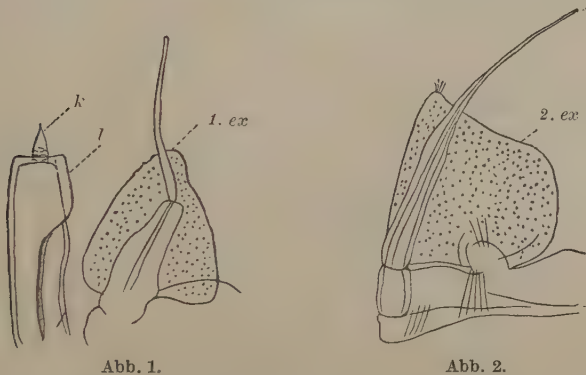


Abb. 1 und 2. *Cordioniscus stebbingi boettgeri* VERH. nov. subspec. ♂. *k* Genitalkegel, *l* Medianleiste, *1. ex* erstes Exopodit, *2. ex* zweites Exopodit.

der typische *stebbingi* in dieser Hinsicht verhält, ist unklar, weil die von PATIENCE gezeichneten Dornen unmöglich der Natur entsprechen.

Im übrigen stimmen die Beschreibungen auf meinen *boettgeri*, doch ist das Telson hinten in der Mitte stärker abgerundet als bei *rhenanus* und entspricht vielmehr dem *stebbingi*. Das Ischiopodit am 7. Beinpaare des Männchens ist nach oben nicht so stark lappig erweitert, wie es GRAEVE in seiner Fig. *E* gezeichnet und besonders hervorgehoben hat, die Höckerung der Tergite entspricht ungefähr der Abb. 1 von PATIENCE.“

3. Arachnoidea.

An indigenen Spinnen bestimmte Herr Dr. E. SCHENKEL folgende Arten: *Teutana grossa* C. L. KOCH, *Nesticus cellulanus* CLERCK, *Araneus diadematus* CLERCK, *Zilla x-notata* CLERCK, *Tegenaria atrica* C. L. KOCH, *Tegenaria derhami* SCOPOLI, *Marpissa muscosa* CLERCK. Einige von ihnen sind zu Haustieren geworden wie etwa die Maus, so daß ihr Auftreten in den Gewächshäusern nicht verwundert. Das gilt vor allem für *Araneus diadematus* CLERCK, *Zilla x-notata* CLERCK, *Tegenaria atrica*

C. L. KOCH und *Tegenaria derhami* SCOP. 4 fremdländische Spinnenarten wurden außerdem festgestellt:

8. *Smeringopus elongatus* VINSON.

Heimat: Unbekannt. Diese Spinne ist in den Tropen weiter verbreitet und wurde dort stellenweise zum Mietgast des Menschen.

9. *Theridion tepidariorum* C. L. KOCH.

Heimat: Unbekannt. Diese kosmopolitische Art tritt in unseren Breiten als charakteristischer Gewächshausinsasse auf und wird nur selten im Freien gefunden. Auch in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem ist dieses Tier die bei weitem verbreitetste Spinne und überall besonders individuenreich. In meinem Material waren die Männchen sehr viel seltener als die Weibchen; bei einer Serie von ungefähr 100 Exemplaren kamen auf je 7 Weibchen ein Männchen.

10. *Hasarius adansonii* AUDOUIN.

Heimat: Unbekannt. Das Tier ist jetzt als kosmopolitisch anzusehen und ist auch schon als Gewächshausbewohner in Frankreich, England und Irland aufgetreten.

11. *Semnolius chrysotrichus* SIMON.

Heimat: Südbrasilien.

4. Myriopoda.

Von Dr. K. W. VERHOEFF.

„Von *Diplopoda*, die alteingesessene Mitglieder der brandenburgischen Fauna sind, fanden sich in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem nur *Cylindroiulus teutonicus* Poc. und *Proteroiulus fuscus* AM STEIN. Weitere 3 Arten sind eingeschleppt worden:

12. *Orthomorpha gracilis* MEIN.

Heimat: Tropen. Diese schon aus zahlreichen europäischen Warmhäusern bekannte tropische Art war in beiden Geschlechtern zahlreich vertreten, fast alle schwarz bis dunkelbraun mit gelblichen Seitenflügeln. Weibchen 17—21 mm, Männchen 17—21 $\frac{1}{3}$ mm. Zahlreiche Larven mit 18 Rumpfringen 7—8 mm und 19 Rumpfringen 12—13 mm sind alle hellstrohgelblich und nur einzelne zeigen einen bräunlichen Anflug.

Nur ein Weibchen von 17 mm und ein Männchen von 18 $\frac{1}{3}$ mm haben die Farbe der Larven beibehalten, eine Ausnahmeerscheinung, welche ich vor Jahren an dieser Art auch in den Warmhäusern des Nymphenburger botanischen Gartens bei München feststellen konnte.

13. *Cylindroiulus britannicus* VERH.

Heimat: Nordeuropa. Zahlreich vertreten.

Männchen 11 mm mit 65 Beinpaaren und 4 beinlosen Endringen.

Weibchen (größtes) $18\frac{1}{3}$ mm mit 81 Beinpaaren und 3 beinlosen Endringen.

Durch ihre weitschichtige Furchung und die sehr verschwommenen Ocellen ist diese der folgenden sonst äußerst ähnliche Art unschwer zu unterscheiden.

14. *Cylindroiulus truncorum* SILV.

Heimat: Mediterrangebiet.

Außer einigen Weibchen lagen mir drei Männchen vor, von welchen eines (a), übereinstimmend mit den Weibchen, durch dichte, aber ziemlich feine Furchung ohne seidigen Schimmer ausgezeichnet ist, während die beiden anderen Männchen (b), übereinstimmend mit Tieren, die ich aus Dänemark erhielt, nicht nur eine noch dichtere, sondern auch erheblich tiefere Furchung aufweisen, so daß ein seidiger Schimmer entsteht. In jeder andern Hinsicht, namentlich in den deutlich unterscheidbaren Ocellen und im Bau der Gonopoden, stimmen alle diese Tiere überein, bis auf das Folgende. Vielleicht verdienen hier zwei Varietäten unterschieden zu werden, was ich weiterer Beachtung empfehle.

a) Männchen $11\frac{3}{4}$ mm mit 69 Beinpaaren und 4 beinlosen Endringen.

b) Männchen $12\frac{1}{2}$ mm mit 65 Beinpaaren und 4 beinlosen Endringen.

Bei a sind die Promerite hinten innen durch keine treppige Absetzung ausgezeichnet, sondern fallen steil ab, während die Promerite vorn vor dem Endteil im Profil ausgebuchtet sind.

Bei b zeigt sich hinten innen an den Promeriten eine treppige Absetzung, wodurch ein stumpfer Winkel gebildet wird, während an den Mesomeriten vorn die genannte Ausbuchtung fehlt.

Diese Unterschiede müssen an weiteren Objekten geprüft werden.

Diese Diplopodenart ist bereits auch in Gewächshäuser von Holstein, Dänemark und Schweden gelangt (6).

Von *Chilopoda* fanden sich in der Ausbeute aus dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem nur die häufige und in den meisten Gegenden Deutschlands gemeine Art *Lithobius forficatus* LATZ.“

5. Insecta.

Insekten wurden von mir nur gelegentlich und nebenher gesammelt. Ein recht individuenreiches Material ist nur von den *Orthoptera* zusammengekommen. Nach der Bestimmung durch Herrn Prof. Dr. W. RAMME zeigte sich aber, daß es nur wenige Arten waren und zwar alles eingeschleppte, in den verschiedensten Entwicklungsstadien.

15. *Periplaneta australasiae* FABR.

Heimat: Ostindischer Archipel? Diese heutigentags kosmopolitische und oft sehr lästig werdende Schabe liegt massenhaft in allen Alters-

stadien vor. Diese und auch die folgende Art verursachen auch in Gewächshäusern Schaden durch Benagen von Pflanzen.

16. *Leucophaea surinamensis* L.

Heimat: Westindien. Die durch den Menschen weit verbreitete Art wurde bereits mehrfach in Gewächshäusern festgestellt.

17. *Tachycines asynamorus* ADEL.

Heimat: Ostasien? Das oft fälschlich als *Diestrammena marmorata* HAAN bezeichnete Tier ist durch den Menschen weltweit verbreitet worden und gehört zu den häufigsten Erscheinungen der Warmhausfauna.

18. *Phlugiola redtenbacheri* KARNY.

Heimat: Surinam. F. ZACHER teilt 1927 mit, daß er diese seltene Laubheuschrecke seit 1924 in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem festgestellt hat (7). Das Tier ist auch weiterhin dort zu finden, hat sich also durchaus eingebürgert.

19. *Carausius morosus* BR.

Heimat: Ostindien. Diese Stabheuschrecke ist in einigen der dem Publikum nicht zugänglichen Gewächshäusern des Botanischen Gartens durchaus keine Seltenheit und den Gärtnern wohlbekannt. Ich dachte erst an eine absichtliche Ansiedlung des Tieres; doch wurde eine solche von den Gärtnern entschieden in Abrede gestellt.

Von *Diptera* wurden nur einige in der Nähe des Menschen allgemein verbreitete Arten gesammelt und durch Herrn Prof. Dr. P. SACK bestimmt. Ihre Aufzählung erübrigt sich. Nur ist vielleicht das Vorkommen der indigenen Schlammfliege *Eristalis arbustorum* L. in einem Gewächshaus zu vermerken; wahrscheinlich sind die Tiere durch Pferdedünger, in den sie gern ihre Eier absetzen, angelockt worden und so in das Warmhaus gelangt. Ausländische Fliegen wurden nicht beobachtet.

Von *Coleoptera* befanden sich nach Herrn Prof. Dr. H. KUNTZEN zwei indigene Arten in meinem Material, der zu den *Carabidae Harpalini* gehörige *Pseudophonus pubescens* MÜLL., der in ganz Europa häufig ist und vor allem ruderal vorkommt, sowie der zu den *Cerambycidae* zu rechnende *Hylotrupes bajulus* L., ein typischer Trockenkieferholzbewohner, der dadurch in Wohnungen, an Telegraphenstangen und ähnlichem nicht selten auftritt. Außerdem konnten zwei Käferarten festgestellt werden, die für Berlin zur Adventivfauna zu rechnen sind:

20. *Otiorrhynchus sulcatus* FABR.

Heimat: Gebirgsgegenden Mitteleuropas. Dieser zu den *Curculionidae Otiorrhynchini* gehörige Käfer ist wohl in Süd- und Mitteldeutschland als Glied der indigenen Fauna anzusehen, jedoch nicht mehr in der

nordostdeutschen Ebene. Hier in Berlin gehört er zweifellos zur Adventiv-fauna.

21. *Megalognatha* spec.

Heimat: Afrika. Ein Käfer steht wohl dem zu den *Chrysomelidae* *Galerucini* gehörigen afrikanischen Genus *Megalognatha* BABY sehr nahe oder gehört wohl überhaupt in dieses hinein.

6. Mollusca.

Von Weichtieren wurden nur Schnecken beobachtet, Muscheln dagegen nicht gefunden. Am meisten bemerkbar machen sich die Nacktschnecken, die die größten Schnecken in den Gewächshäusern sind und in den vertretenen Arten sämtlich auch lebende Pflanzen anfressen, wodurch sie teilweise erheblichen Schaden verursachen können. Sie werden allenthalben vernichtet, wo man sie antrifft. Die hauptsächlichsten Verheerungen richten sie nachts an; tagsüber ziehen sie sich trotz der stets gleichbleibenden Luftfeuchtigkeit in allerlei Verstecke zurück. In Dahlem stellt man leere, umgestülpte Blumentöpfe auf, in die sich die Tiere nach ihren nächtlichen Raubzügen zurückziehen; so können oft leicht mehrere Exemplare zusammen gefangen werden. Trotz der lebhaften Verfolgungen sterben die Tiere nicht aus und sind über die Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem allgemein verbreitet. Es handelt sich hier von indigenen Arten um die Ackerschnecken *Deroceras*¹ *agrestis* L. und *Deroceras reticulatus* MÜLL., sowie

¹ Als Gattungsnamen für die Ackerschnecken muß *Deroceras* RAFINESQUE gelten. Der meist übliche, in der letzten Zeit allerdings einige Male angegriffene Namen *Agriolimax* MÖRCH ist nicht nur wegen *Deroceras* RAF., sondern auch noch wegen einer Reihe anderer älterer Namen hinfällig. Die Einwände von COCKERELL und COLLINGE (*Conchologist*, 2, 199—120 [1893]), sowie P. HESSE (*Abh. Arch. Molluskenkde.* 2, H. 1, 22—23 [1926]), die einige dieser Namen als ungenügend definiert ansehen und daher ablehnen, sind nicht stichhaltig, da nach den geltenden Nomenklaturregeln die Namen als hinreichend beschrieben anzusehen sind. Es gilt folgende Synonymie:

1. 1820. *Deroceras* RAFINESQUE (*Ann. of Nature* 1820, 10). Typus durch Monotypie: *Limax gracilis* RAF. = *campestris* BINN.

2. 1839. *Krynickyia* KALENICZENKO (*Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou* 1839, 30). Typus durch Monotypie: *Krynickyia melanocephala* KAL. Beides nomina nuda. Definiert 1851 durch Angabe in der Synonymie von *Krynickyillus melanocephalus* KAL.

3. 1851. *Krynickyillus* KALENICZENKO (*Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou* 24, 220 [1851]). Typus durch nachträgliche Bestimmung: *Krynickyillus melanocephalus* KAL. (PILSBRY, *Nautilus* 35, 79 [1922]).

4. 1851. *Megaspis* KALENICZENKO (e *Krynickyi* M. S.) (*Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou* 24, 220 [1851]). Typus durch nachträgliche Bestimmung: *Krynickyillus melanocephalus* KAL. (PILSBRY, *Nautilus* 35, 79 [1922]).

5. 1855. *Malino* PFEIFFER (J. E. GRAY: *Catalogue of Pulmonata*, Brit. Mus. Part I, 178 [1855]). Typus durch Monotypie: *Limax lombricoides* MOR.

um *Limax* (*Limax*) *cinereoniger* WOLF und *Limax* (*Limax*) *maximus* L. Vergeblich suchte ich nach *Deroceras laevis* MÜLL., nach dessen Tropenform ich besonders fahndete.

Außer diesen Nacktschnecken ist auch eine Gehäuseschnecke allgemein durch alle Gewächshäuser des Botanischen Gartens verbreitet und stellenweise außerordentlich individuenreich. Es ist das *Gonyodiscus rotundatus* MÜLL. In den Gewächshäusern lebt diese Art in einer Form, deren Gehäuse von denen der im Freien vorkommenden Tiere erheblich abweichen. Das Gehäuse der Gewächshausform ist verhältnismäßig eng genabelt und hat wenig gekielte, recht gerundete Umgänge, die mit stark betonten Transversalrippen versehen sind. Der letzte Umgang ist ziemlich groß und neigt bei einer Anzahl von Exemplaren dazu, sich vom Gehäuse loszulösen, so daß hier eine beginnende Skalarität zu beobachten ist. Die Gehäuse sind meist sehr kräftig, satt gefärbt, unter starker Betonung des Wechsels der gelbbraunen und rotbraunen Flecken. Doch kommen auch düster gefärbte Exemplare vor, mit kaum merklicher Fleckenzeichnung. Ich habe andernorts zeigen können (8), daß die Gewächshausform von *Gonyodiscus rotundatus* MÜLL. eine Standortmodifikation ist, die am Orte entstanden ist, nicht etwa eingeschleppt wurde. Die Gewächshausform gleicht in der Gestalt der Schale der Höhlenform dieser Art. Die besondere Ausbildung der Schale wird im

6. 1857. *Megapelta* MÖRCH (J. de Conchyl. 1857, 282). Typus durch Monotypie: *Limax* (*Megapelta*) *semitectus* MÖRCH = *Limax laevis* MÜLL.

7. 1865. *Agriolimax* MÖRCH (Ebenda 1865, 378). Typus durch nachträgliche Bestimmung: *Limax agrestis* L. (PILSBRY, Nautilus 35, 80 [1922]).

8. 1868. *Hydrolimax* MALM (Göteborgs K. Vet. och Vitt. Samhäll. Handl., N. Tidsf. 10, 79 [1870]). Typus durch Monotypie: *Limax laevis* MÜLL.

9. 1897. *Chorolimax* WESTERLUND (Acta Soc. Flora et Fauna Fennica 13, Nr. 7, 29). Typus durch Monotypie: *Agriolimax agrestis* L.

10. 1897. *Arctolimax* WESTERLUND (Ebenda 13, Nr. 7, 30). Typus durch Monotypie: *Agriolimax hyperboreus* WEST. = *laevis hyperboreus* WEST.

Nicht zugänglich nach den Nomenklaturregeln ist es auch, einen älteren Namen einem jüngeren subgenerisch unterzuordnen, wie dieses A. S. KENNARD und B. B. WOODWARD (Synonymy of the British Non-Marine Mollusca 1926, 200, 202) mit dem Namen *Malino* 1855 tun, den sie als Subgenus zu *Agriolimax* 1865 ziehen.

Nicht hierher gehört *Limacella* BRARD, welcher Namen in die Synonymie von *Limax* L. zu stellen ist.

1815. *Limacella* BRARD (Hist. des Coquilles, env. Paris 1815, 107). Typus durch nachträgliche Bestimmung: *Limacella parna* BRARD = *Limax maximus* L. (TURTON, Manual of Land and Fresh-water Shells of the British Is. 1831, 4). Non *Limacella obliqua* BRARD = *Limax agrestis* L. (PILSBRY, Nautilus 35, 79 [1922]); vgl. PILSBRY: Ebenda 35, 118 (1922).

Obwohl TURTON „*Limacellus*“ schreibt, ist offenbar doch das gleiche gemeint wie *Limacella* BRARD und völlig identisch mit diesem Namen; nur die Endung ist willkürlich geändert worden. Als Beweis für die Identität mag gelten, daß TURTON die erste von BRARD genannte Art zum Typus von *Limacellus* wählt.

wesentlichen durch den beiden Biotopen gemeinsamen hohen Grad von Luftfeuchtigkeit bedingt. *Gonyodiscus rotundatus* MÜLL. verursacht in den Gewächshäusern keinen Schaden und wird deshalb auch nicht verfolgt.

Alle anderen aufgefundenen Schneckenarten sind nicht gleichmäßig über die Gewächshäuser des Botanischen Gartens verbreitet. Am häufigsten ist noch *Carychium minimum* MÜLL., das sich stellenweise dort zahlreich findet, wo ein dünner Moosüberzug alte nasse Blumentöpfe und feuchte Wände überkleidet hat. Mehrere Exemplare fand ich noch von den Landschnecken *Vertigo* (*Vertigo*) *pygmaea* DRAP., *Vallonia pulchella* MÜLL., *Retinella lenticularis* HELD und *Vitrea* (*Vitrea*) *crystallina* MÜLL. Dagegen ist *Oxychilus* (*Morlina*) *alliarium* MILL., das sich im alten Berliner Botanischen Garten an der Potsdamer Straße fand (9), bisher in den Dahlemer Gewächshäusern nicht aufgetreten.

Weitere indigene Landschnecken mögen wohl zeitweise in einzelnen Exemplaren mit Pflanzen ins Innere der Gewächshäuser gelangen. Es fällt aber vielen Arten zweifellos schwer, sich dort auf kürzere oder längere Zeit anzusiedeln, so daß Kolonien weiterer Arten mir nicht aufgefallen sind. Leere Schneckenschalen, Land- und Wasserschnecken, finden sich häufig in den Gewächshäusern. Sie sind hier nicht berücksichtigt, da sie nicht beweisen, daß die Tiere tatsächlich in den Gewächshäusern gelebt haben, sondern ebenso gut erst als leere Schalen dorthin gelangt sein können. Der wohl zur Düngung in die Häuser gebrachte Schlamm enthielt viele Molluskenschalen, vor allen von Wassertieren.

Auch einzelne auffallende ausländische Schnecken fand ich in leeren Gehäusen, so daß es nicht verbürgt ist, daß die Tiere noch in den Gewächshäusern gelebt haben; sie sind deshalb nicht in der fortlaufenden Liste aufgeführt. So traf ich 1927 in einem Gewächshaus eine leere Schale von *Oxychilus* (*Morlina*) *dautzenbergi* A. J. WAGN. an, die im südlichen Dalmatien, in Montenegro und der Herzegowina vorkommt, ferner in demselben Jahre zwischen Kakteen je ein gut erhaltenes Gehäuse der im südwestlichen Mexiko beheimateten *Holospira* (*Haplocion*) *fusca* v. MART. und des *Microceramus* (*Microceramus*) *gossei* PFR. aus Westindien.

Abereine Reihe von ausländischen Landschnecken ist doch auch lebend in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem aufgetreten. Ich habe 5 solche Arten erbeutet.

22. *Gastrocopta* (*Gastrocopta*) *pellucida* PFR.

Heimat: Westindien. Zu meiner großen Überraschung entdeckte ich 1927 in einem der Schauhäuser des Botanischen Gartens, in dem die Bananenpflanzen untergebracht sind, drei lebendige Exemplare dieser in Westindien weit verbreiteten und häufigen Pupillide; sie saßen an

dem einen spärlichen Moosüberzug tragenden zementierten Wasserbehälter des Hauses in Gemeinschaft mit zwei bei uns indigenen Arten, *Carychium minimum* MÜLL. und dem in allen Gewächshäusern häufigen *Gonyiodiscus rotundatus* MÜLL. Da drei Schnecken von *Gastrocopta* zu verschiedenen Zeiten gefunden wurden, handelt es sich wohl um eine kleine, auf engem Raum beschränkte Kolonie dieser Art. Ob sie sich in den Gewächshäusern weiter ausbreiten wird, ob die Kolonie eine vorübergehende Erscheinung für längere oder kürzere Zeit ist, muß die Zukunft lehren. Eine Ansiedelung der Art im Freiland ist bei den niedrigen Temperaturen unseres Winters natürlich nicht zu erwarten.

23. *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK.

Heimat: Mittelmeergebiet. Von dort hat sich die Schnecke unter dem klimamildernden Einfluß des Ozeans in Westeuropa ihr Verbreitungsgebiet recht weit nordwärts verschieben können, bis nach England. Südwestdeutschland berührt das natürliche Verbreitungsgebiet der Art an den Grenzen; vielleicht schiebt es sich in einzelnen aufgelösten Posten noch in das südwestliche Deutschland hinein, vor allem in das südlichste Baden und in das Gebiet des Bodensees. In die indigene Fauna Brandenburgs gehört *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK bestimmt nicht; die Art ist jedoch an einzelnen Punkten eingeschleppt worden.

Die Schnecke siedelt sich gern in der unmittelbaren Nähe des Menschen an, wo ihr geeignete Schlupfwinkel und das nötige Maß von Feuchtigkeit durch die Gartenkultur zur Verfügung stehen. Wie ihre bei uns indigene Verwandte, *Oxychilus (Oxychilus) cellarium* MÜLL., wird sie durch die menschlichen Arbeiten in der Kulturzone nicht behindert, und so findet sie sich auch schon in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet häufig in Gärtnereien und Gartenanlagen. Dadurch wird ihre Verschleppung mit Gartengewächsen aller Art, Zierpflanzen und Gemüsen, außerordentlich erleichtert; so ist sie denn auch durch die Gartenkultur des Menschen weit verbreitet worden, und hat heutigentags außer zahlreichen Fundorten in vielen Teilen Europas, die nicht in das natürliche Verbreitungsgebiet der Art gehören, auch solche in überseeischen Ländern aufzuweisen.

Was die Fundorte der Art in Deutschland anbelangt, so scheint ihr das mitteleuropäische Klima nicht besonders zuzusagen. Sie hält sich durchaus an die nächste Umgebung der menschlichen Behausung und der Gärtnereien, oft im Winter aus den Heizanlagen der Gewächshäuser Vorteil ziehend und sich so über manchen kalten Winter hinüberrettend. Nicht selten jedoch, vor allem in Ostdeutschland, wird der ganze Bestand einer üppig blühenden Kolonie des Tieres durch einen strengen Winter stark dezimiert oder gar vollständig vernichtet. Da aber dieses Tier zu den häufigsten durch die Gartenkultur des Menschen in Deutsch-

land verschleppten Schnecken gehört, schließen sich die Lücken oft sehr rasch wieder.

In den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem ist *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK gut, wenn auch nicht besonders reichlich vertreten; an verschiedenen Stellen kann man Kolonien des Tieres feststellen. Von den Gewächshäusern aus hat sich die Art auch stellenweise im Freien angesiedelt, hält sich jedoch in größerer Anzahl meist nur in der Nähe der Treibhäuser auf, woher wohl stets neuer Zuzug kommt. Im Freiland sind häufig Veränderungen im Bestande der Schnecke zu beobachten, vermutlich hervorgerufen durch andersartige Verwendung der betreffenden Örtlichkeiten oder durch die Unbilden des Winters.

Bereits im alten Berliner Botanischen Garten an der Potsdamer Straße kam *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK vor (9). Daß das Tier auch in Westeuropa in Gewächshäusern vorkommt, zeigt ihre Feststellung bei den im Jahre 1896 beschriebenen Untersuchungen der Warmhäuser des Jardin des Plantes in Paris (1, 2).

Besonders auffallend ist diese Schnecke dadurch, daß durch sie ein stellenweises Erlöschen der Bestände des verwandten *Oxychilus (Oxychilus) cellarium* MÜLL. in Deutschland verursacht wird. Letztere Art, die in Deutschland indigen ist, sich aber auch in hohem Maße der Umgebung des Menschen angeschlossen hat, fand sich überall dort, wohin *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK eingeschleppt wurde. Die eindringende Art entnimmt ihre Nahrung sowohl dem Pflanzen- als auch dem Tierreich; faulende Bestandteile scheint sie überall zu bevorzugen, so daß sie eigentlich keinen nennenswerten Schaden verursacht. Doch hat sie auch recht karnivore Neigungen; nächst den sich ausschließlich von Fleisch nährenden beiden Arten der Gattung *Daudebardia* HARTM. und der selten bei uns eingeschleppten *Testacella haliotidea* DRAP. ist *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK zweifellos der ärgste Räuber unter unseren Landschnecken. Da aber das schwächere indigene *Oxychilus (Oxychilus) cellarium* MÜLL. in der Nähe des Menschen dieselben Schlupfwinkel bevorzugt und die gleichen Lebensgewohnheiten hat wie die eingeschleppte Art, so fällt es samt seiner Brut diesem Räuber hauptsächlich zur Beute und wird meist in kurzer Zeit in seinen Beständen stark reduziert und endlich ganz ausgerottet. So kommt auch in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem *Oxychilus (Oxychilus) cellarium* MÜLL. nicht vor. Dabei handelt es sich aber bei dieser Art durchaus nicht etwa um eine wenig widerstandsfähige, allgemein zurückweichende Art. Vielmehr ist auch sie ein recht aktives Tier und hat allenthalben die vielen Möglichkeiten, die die Kulturzone ihr bot, reichlich ausgenützt. Nur dort droht ihr übrigens stellenweise Vernichtung durch die stärkere verwandte Art; fern von menschlichen Sied-

lungen aber hat ihr Bestand noch nirgends in Deutschland durch ihren Widersacher gelitten, da dieser sich dort infolge seiner großen Abhängigkeit von nicht allzu strengen Wintern meist nicht anzusiedeln vermag.

24. *Zonitoides (Zonitellus) arboreus* SAY.

Heimat: Nordamerika, Nordostasien. Seit dem Jahre 1927 stellte ich diesen *Zonitoides* mehrfach an verschiedenen Stellen der Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem fest, so daß wohl anzunehmen ist, daß dieser Eindringling in den Gewächshäusern weiter verbreitet ist. Im Freien konnte ich die Art nicht feststellen.

Es ist nicht das erste Mal, daß *Zonitoides (Zonitellus) arboreus* SAY in Mitteleuropa gefunden wurde. Im Jahre 1909 wird die Art in einem Verzeichnis der böhmischen Weichtiere aufgeführt, wonach sie bei Prag beobachtet wurde (10). Herr Prof. Dr. J. BABOR in Preßburg (Bratislava) war so liebenswürdig mir mitzuteilen, daß es sich bei dieser Angabe um das Vorkommen von *Zonitoides (Zonitellus) arboreus* SAY in einem Gewächshaus in der Prager Vorstadt Kosíř handelt, wohin die Schnecke vor vielen Jahren eingeschleppt wurde und sich dort lange gehalten hat. Während des Weltkrieges wurde das Gewächshaus wesentlich verändert, wodurch man wohl die Kolonien der Tiere zerstörte. Seit jener Zeit hat Herr Prof. Dr. J. BABOR keine Spur mehr von der Schnecke gesehen und hält sie für ausgerottet.

Weiterhin ist die Art in Osteuropa festgestellt worden und zwar in der Umgebung von Moskau. W. A. LINDHOLM gibt nämlich an, daß die von ihm in den Jahren 1907—1910 im Parke von Petrowska Rasumowskoje bei Moskau gefundene und unter dem Namen „*Hyalinia (Polita) roseni* LINDH.“ (11) neu beschriebene Schnecke zu *Zonitoides (Zonitellus) arboreus* SAY gehört (12). Auf eine diesbezügliche Anfrage war Herr W. A. LINDHOLM in Leningrad so liebenswürdig, mir mitzuteilen, daß in dem genannten Park in Moskau die Schnecke nur an einer Stelle von recht beschränkter Ausdehnung zu finden sei. Dorthin ist sie aus den Gewächshäusern des in dem Park befindlichen landwirtschaftlichen Instituts gelangt. Verschiedene Abfälle dieser Gewächshäuser, wie Blumentopscherben, ausrangierte Erde, eingegangene Pflanzen, Laub und andere Pflanzenteile wurden zur Auffüllung eines kleinen vorhandenen Teiches benutzt. An diesem Fundplatz hat sich außer *Zonitoides (Zonitellus) arboreus* SAY auch *Oxychilus (Oxychilus) draparnaldi* BECK angesiedelt. LINDHOLM konnte beide Arten von 1907—1918 in verschiedenen Entwicklungsstadien an dem Fundorte sammeln, also elf Jahre lang. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß sie noch jetzt dort vorkommen.

Weiterhin schreibt W. A. LINDHOLM (12), daß nach einer brieflichen Mitteilung von A. LUTHER die von diesem aus Gewächshäusern von

Lojo und Malm in Südfinland im Jahre 1900 als „*Zonitoides* sp.“ angegebenen Schnecken (13) zu derselben Art gehören wie die Moskauer Funde LINDHOLMS, also ebenfalls zu *Zonitoides* (*Zonitellus*) *arboreus* SAY. Nach freundlicher diesbezüglicher Nachricht Herrn Prof. Dr. A. LUTHERS in Helsingfors hatte dieser nicht mehr die Gelegenheit, diese beiden finnischen Fundorte nochmals aufzusuchen und die Schnecke dort auf neue zu bestätigen. Dahingegen hatte Herr Prof. Dr. A. LUTHER die Liebenswürdigkeit, mir mitzuteilen, daß er diese Schnecke seit langem auch aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens von Helsingfors kennt und sie dort um 1912 zuletzt beobachtete. Dadurch, daß sie bei spärlichen späteren Besuchen, zuletzt im Mai 1928, nicht aufgefunden wurde, glaubt Herr Prof. Dr. A. LUTHER jedoch nicht auf ihr Erlöschen schließen zu können, obwohl die Bestände des Tieres durch verschiedene bauliche Veränderungen der Gewächshäuser sicherlich stark gelitten haben. Fraßspuren von Schnecken wurden auch später beobachtet; doch ist es möglich, daß diese von anderen Schneckenarten herrühren, vor allem von dem dort ebenfalls eingeschleppten *Oxychilus* (*Morlina*) *alliarium* MILL.

Höchstwahrscheinlich gehören auch die beiden Schnecken hierher, die A. W. STELFOX 1911 aus Irland und zwar von Glasnevin, einem Vorort von Dublin, und von Crawford's Nursery in Belfast als „*Zonitoides* sp.“ erwähnt (14). Bereits STELFOX war die Ähnlichkeit mit *Zonitoides* (*Zonitellus*) *arboreus* SAY aufgefallen.

25. *Arion hortensis* FÉR.

Heimat: Westeuropa, westliches Mittelmeergebiet. Meines Erachtens gehört das Vorkommen dieser Nacktschnecke in Deutschland zur Adventivfauna. Höchstens von Westen her aus Frankreich schiebt sich die ursprüngliche Verbreitung der Art über die deutsche Grenze um ein geringes vor. Heute ist *Arion hortensis* FÉR. über ganz Deutschland verbreitet und reicht nach allen Seiten über unsere Grenzen hinaus. Immerhin muß die Einschleppung der Schnecke nach Deutschland zeitlich weit in historischer Zeit zurückliegen, denn so lange es eine Weichtierkunde in Deutschland gibt, scheint sie vorhanden gewesen zu sein. Aber die Art ihres Vorkommens verrät doch ihre Ausbreitung durch den Menschen. In Deutschland hält sie sich stets in der Nähe menschlicher Siedlungen auf oder lebt an Orten, wo einst solche bestanden. Anderweitige Angaben in der Literatur beruhen meist auf Verwechslungen mit *Arion circumscriptus* JOHNST.

Bei uns lebt *Arion hortensis* FÉR. mit Vorliebe in Gärten, Gärtnereibetrieben, Obstkulturen, Parks, Friedhöfen. Doch auch die Felder und Feldraine besiedelt sie manchmal. Um sich gegen Austrocknung zu schützen, ist sie tagsüber meist recht verborgen und kommt nur nachts und an Regentagen aus ihren Verstecken hervor.

Was die Nahrung dieses *Arion* angeht, so ist er durchaus ein Kräutereffresser, der im allgemeinen tierische Nahrung verschmäht oder sie wohl nur in der Gefangenschaft im äußersten Notfalle angeht. In Obstplantagen nährt er sich vorwiegend von Fallobst, an dem man ihn bei feuchtem Wetter ablesen kann. In Gärtnereien richtet diese Nacktschnecke oft argen Schaden an und, falls sie irgendwo überhand nimmt, steht sie darin den Ackerschnecken selbst nicht nach. Daher wird sie auch von den Gärtnern lebhaft verfolgt und getötet, wo man ihrer habhaft werden kann. Doch eine Ausrottung ist bei der Geschicklichkeit der Schnecke, sich zu verbergen, nicht leicht, und dazu werden immer wieder zeitweise neue Exemplare eingeschleppt.

Im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem kommt *Arion hortensis* FÉR. reichlich vor und wird dort wie alle Nacktschnecken verfolgt und vernichtet, wo man die Tiere antrifft. Im Gegensatz zu den andern eingeschleppten Weichtieren scheint bei *Arion hortensis* FÉR. der Schwerpunkt der Verbreitung im Freiland zu liegen; in den Gewächshäusern ist er weniger anzutreffen als draußen. Unseren Winter erträgt das Tier gut.

26. *Subulina octona* BRUG.

Heimat: Tropisches Amerika. Das Vorkommen von *Subulina octona* BRUG. in Gewächshäusern botanischer Gärten ist wenig verwunderlich. Hat sich doch diese Schnecke in den Tropen dem Menschen durchaus angeschlossen und ist durch ihn, wohl infolge des Reisbaues, weit in den heißen Ländern verschleppt worden, wo sie oft massenhaft in der Kulturregion zu finden ist. Daß ein solches Tier auch leicht nach Europa gelangen kann, liegt auf der Hand. Es ist eigentlich verwunderlich, daß es nicht bereits auch aus Deutschland gemeldet wurde. Erst Sommer 1928 fanden sich einmal wenige junge Exemplare beisammen in einem Gewächshaus des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem. Trotz eifrigsten Suchens konnten später keine weiteren Tiere der Art festgestellt werden, so daß es sich bei diesem Fund um einen Einzelfall handeln dürfte, vielleicht hervorgerufen durch ein Gelege der Schnecke, das bei den günstigen Verhältnissen des Warmhauses auskam, jedoch nicht zu einer längeren Ansiedlung führte.

In England dagegen kennt man länger bestehende Kolonien der Schnecke. Dort wurde das Tier bereits 1893 erstmals aus einem Gewächshaus bei Manchester und von einem zweiten, nicht mehr zu ermittelnden Fundort angegeben (15), dann aber 1906 festgestellt, daß es in den Royal Botanic Gardens in Kew seit 1884 lebt (16). In der Folgezeit konnte die Art mehrfach in Gewächshäusern Englands beobachtet werden.

Auffallend arm sind die Gewächshäuser an indigenen Wasserschnecken. Außer einer üppig blühenden Kolonie von *Gyraulus* (*Armiger*)

crista L. in einem mit Wasserpflanzen reichlich besetzten Zementbecken eines Treibhauses habe ich *Radix (Radix) auricularia* L. verschiedentlich und manchmal auch recht häufig in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens aufgefunden. Da ich durchaus kräftige Exemplare dieser Schnecke auch wiederholt in geheizten Liebhaberaquarien antraf, scheint *Radix (Radix) auricularia* L. in solchen von Menschen angelegten warmen Wasserbecken sich leicht anzusiedeln und sich recht wohl dort zu fühlen. So ist die Schnecke im Jahre 1901 selbst in Nordamerika in einem Gewächshaus und in einem künstlich geheizten Wasserpflanzenteich im Freien in Chicago aufgetreten (17). In dem Staate New York wurde *Radix (Radix) auricularia* L. im folgenden Jahre auch ganz im Freien in Flatbush, Brooklyn angesiedelt gefunden (18). Die sonst in warmen natürlichen Gewässern Europas besonders häufige *Radix (Radix) peregra* MÜLL. habe ich nie in Gewächshäusern und Aquarien gesehen.

Die Wasserbehälter der Gewächshäuser des Botanischen Gartens zu Berlin-Dahlem werden weit mehr von fremdländischen als indigenen Wasserschnecken bevölkert.

27. *Pseudosuccinea peregrina* CLESS.

Heimat: Brasilien. In dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem hat sich diese exotische Lymnaeide in Wasserbehältern einer Reihe von Warmhäusern angesiedelt. Ich habe sie dort seit dem Jahre 1927 häufig beobachtet. Am zahlreichsten ist sie in dem Becken im Wasserpflanzenhaus anzutreffen, wo besonders gut ausgebildete Exemplare zu erlangen sind. Doch auch in zahlreichen andern Warmhäusern ist sie in den Wasserbehältern zu finden. Oft ist eines der zementierten Wasserbecken geradezu übersät mit ganz jungen Schneckchen dieser Art. Ins Freie ist sie nicht gelangt, dürfte sich dort als tropisches Tier auch wohl sicher nicht länger als einen Sommer über halten.

Fast gleichzeitig mit dem Auffinden von *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. in Berlin wurde sie ebenfalls im Orchideen- und Aquarientreibhaus des Botanischen Gartens in Kopenhagen festgestellt (19).

Nach Abschluß dieser Arbeit erhielt ich *Pseudosuccineen* aus dem Botanischen Garten in Breslau durch Herrn Prof. Dr. P. BUCHNER und aus dem Botanischen Garten in Göttingen durch Herrn H. SCHLESCH in Kopenhagen. In Breslau leben die Tiere in den Becken der *Victoria regia* LINDL. und in einem im Freien stehenden Bottich. Auch in Göttingen fand Herr SCHLESCH Schnecken sowohl im Gewächshaus als auch in Freilandbecken. Die Prüfung ergab, daß es sich bei beiden Funden um dieselbe Art handelt, die im Berliner Botanischen Garten lebt, also um *Pseudosuccinea peregrina* CLESS.

Bei Erbeutung der ersten Schnecken dieser Art in Berlin dachte ich zuerst an den Typus der Gattung *Pseudosuccinea* BAKER, an *Pseudosuc-*

cinea columella SAY aus Nordamerika. Das gleichzeitige Auffinden der ebenfalls nordamerikanischen *Physa heterostropha* SAY, die oft in Berlin mit der Lymnaeide vergesellschaftet ist, wies darauf hin. Eingehende Prüfung der Tiere ergab aber, daß sie besser der südamerikanischen *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. zuzurechnen sind. Auch W. ROSZKOWSKI, der die zweifellos zu derselben Art wie die Berliner Stücke gehörigen Exemplare aus Kopenhagen prüfte, kommt zu demselben Ergebnis. Es fällt oft allerdings schwer, die untereinander sicher sehr nahe stehenden Arten der Gattung *Pseudosuccinea*, die heutigentags ihren Schwerpunkt in Südamerika hat, der Schale nach auseinanderzuhalten. Das nicht unbedeutende Schalenmaterial an *Pseudosuccinea columella* SAY und *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. aus den Ursprungsländern, das ich zu prüfen Gelegenheit hatte, läßt den Schluß zu, daß die unter einem Vergrößerungsglas sichtbare Gitterskulptur des Gehäuses, die durch Zuwachs- und Spirallinien gebildet wird, bei der südamerikanischen Art stärker ausgeprägt ist als bei *Pseudosuccinea columella* SAY und so einen gewissen äußeren Hinweis auf die Artzugehörigkeit ergibt. In der Gestalt des Gehäuses scheinen beide Arten gleich variabel zu sein.

In den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem erweist sich *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. als Vertilger von Algen und faulenden Bestandteilen nach Art unserer einheimischen *Radix*-Arten. Höhere Pflanzen greift sie nicht an, wie das bei uns *Lymnaea stagnalis* L. tut. Die eingeschleppte Schnecke wird daher im Botanischen Garten geduldet und nicht verfolgt.

Was den Zeitpunkt des Auftretens von *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. in Deutschland anbelangt, so ist vielleicht von Bedeutung, daß ich zufällig in der Lage bin, für den einen Fundort der Art, im Botanischen Garten zu Göttingen, anzugeben, daß die Schnecke 1908 und 1910 bestimmt noch nicht dort lebte. Damals kam in den Wasserbehältern nur *Physa acuta* DRAP. vor. Auch bei gelegentlichen Besuchen des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem vor dem Kriege sah ich keine Exemplare von *Pseudosuccinea peregrina* CLESS., welche Schnecke dort jetzt sofort auffällt. Somit dürfte die Einschleppung dieser amerikanischen Art wahrscheinlich in der jüngsten Zeit stattgefunden haben. Da sie nun bereits in verschiedenen botanischen Gärten aufgetreten ist, kann erwartet werden, daß sie sich weiterhin bei uns ausbreitet und allmählich die verschiedenen derartigen Anlagen besiedelt. Auch mit einem etwaigen Auftreten der verwandten *Pseudosuccinea columella* SAY wäre zu rechnen. Ich vermute, daß die genannten und vielleicht auch weitere Arten tropischer *Lymnaeidae* häufiger in die europäischen Gewächshäuser gelangen, als gemeinhin angenommen wird, hier jedoch meist übersehen oder mit indigenen Arten verwechselt werden.

28. *Physa acuta* DRAP.

Heimat: Mediterrangebiet. Gegen Ende des vorigen Jahrhunderts trat die im Mediterrangebiet weit verbreitete *Physa acuta* DRAP. in den Wasserbehältern der Warm- und Gewächshäuser Deutschlands auf. In anderen europäischen Ländern ist ähnliches festgestellt worden. Nach Deutschland ist das Tier zweifellos mit den in den Gewächshäusern kultivierten Wasserpflanzen gelangt, denen Schnecken oder Laich anhafteten. Sie ist in erstaunlich kurzer Zeit über ganz Deutschland hin und weit darüber hinaus ständiger, stets anzutreffender Gast in den Wasserpflanzenkulturen unserer Warmhäuser geworden, hat sich auch wiederholt in den Freilandbassins der Botanischen Gärten angesiedelt. Die Art tritt fast stets in großer Individuenzahl auf, vermehrt sich rasch und fällt durch die stets munter umherkriechenden Tiere sofort auf.

In den Wasserbecken der Gewächshäuser des Berliner Botanischen Gartens kommt *Physa acuta* DRAP. stellenweise noch häufig vor, doch bei weitem nicht mehr in den großen Mengen, die ich von früheren kurzen Besuchen in Erinnerung habe. Es ist entschieden ein Rückgang in den Beständen der Art festzustellen. In vielen Becken suchte ich sogar vergeblich nach dem Tiere. Ich möchte diese auffallende Tatsache mit dem Auftreten und der reichlichen Vermehrung von *Physa heterotropa* SAY in Verbindung bringen, wie ich unter dieser Art ausgeführt habe. In den Freilandbecken des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem habe ich übrigens *Physa acuta* DRAP. nie feststellen können.

29. *Physa heterostropa* SAY.

Heimat: Nordamerika. Vielleicht beeinflusst durch das Auftreten von *Physa heterostropa* SAY in England, war D. GEYER der erste, der 1907 der Vermutung Ausdruck gab, daß bei den sich vor allem seit der Jahrhundertwende in Deutschland ausbreitenden Physen statt *Physa acuta* DRAP. vielleicht die nordamerikanische *Physa heterostropa* SAY als Stammform zu betrachten sei (20). Allerdings hatte auf GEYERS Autorität hin L. LINDINGER bereits 1905 behauptet, daß die in Deutschland als *Physa acuta* DRAP. bezeichnete Schnecke eine amerikanische Art sei (21). Auch heute noch hält GEYER *Physa heterostropa* SAY für die wahrscheinliche Stammform der sich auf dem europäischen Festlande ausbreitenden Schnecke (22). In dieser Verallgemeinerung entspricht diese Behauptung sicher nicht den Tatsachen. Die zahlreichen Physen, die in den letzten Jahrzehnten in Deutschland festgestellt wurden, gehören überwiegend zu der mediterranen *Physa acuta* DRAP.

Immerhin war mit der Möglichkeit einer Verschleppung von *Physa heterostropa* SAY, die bereits mehrfach in England beobachtet wurde (23), auch auf dem Kontinent zu rechnen. Die ersten, die die amerikanische Art in Mitteleuropa sicher feststellten, waren J. BABOR und J. NOVÁK,

die angaben, daß sie sich bei Prag eingebürgert habe (10). Auf meine diesbezügliche Anfrage war Herr Prof. Dr. J. BABOR in Preßburg (Bratislava) so liebenswürdig mir mitzuteilen, daß *Physa heterostrophæ* SAY vor langen Jahren in einem im Freien befindlichen Wasserbehälter des Prager Vororts Kosíř eingeschleppt wurde, dort, wo auch das Gewächshaus steht, in dem viele Jahre der jetzt dort wieder erloschene *Zonitoides* (*Zonitellus*) *arboreus* SAY vorkam. Die *Physa* hat sich dort lange Zeit im Freien behauptet, um erst in jüngster Zeit wieder zu erlöschen. Noch 1914 wird sie durch Z. FRANKENBERGER von dort bestätigt (24), der jedoch zu der amerikanischen Art auch die von mir aus einem stillen Arm der Oder bei Oppeln beschriebene Riesenform der *Physa acuta* DRAP. (25) rechnen will, die diesen Fundort mit großer Wahrscheinlichkeit der Aquarienliebhaberei verdankt. Die Einbeziehung der Oppelner Schnecke in die Art *Physa heterostrophæ* SAY ist jedoch ein Trugschluß, und ich habe daraufhin die Entwicklungsreihe der Riesenform aus einer kleinen, mediterranen *Physa acuta* DRAP. abgebildet (26).

Erst 1927 gelang es mir, *Physa heterostrophæ* SAY auch in Deutschland nachzuweisen und zwar bei genauer Durchforschung der Gewächshäuser des Botanischen Gartens in Berlin in einigen Wasserbehältern dortselbst. Dabei war die auffallende Wahrnehmung zu machen, daß *Physa heterostrophæ* SAY in den von ihr bevölkerten Becken in allen Altersstadien überaus zahlreich war, während *Physa acuta* DRAP. darin vollständig fehlte. Und doch war in den übrigen Wasserbehältern die europäische Art allgemein verbreitet, wenn auch nicht so individuenreich wie die amerikanische Schnecke. Es hat durchaus den Anschein, als ob im Gegensatz zu *Physa acuta* DRAP., die seit langem im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem zu leben scheint, *Physa heterostrophæ* SAY erst vor kürzerer Zeit dort eindrang, außerordentlich günstige Lebensbedingungen fand und sich dementsprechend stark vermehrte, wobei sie die eingesessene, europäische Art aus ihrem Wohnbecken verdrängte. Den Grund hierfür konnte ich leider nicht mit Bestimmtheit feststellen. Anscheinend handelt es sich hier um einen der vielen Fälle des Wettbewerbs von Nahrungskonkurrenten, obwohl man doch annehmen sollte, daß für diese beiden, sich von faulenden Stoffen und Algen nährenden Arten hinreichend Nahrung in den Behältern vorhanden sein sollte, wovon ich mich mehrfach überzeugen konnte. Es ist auch die Erklärung nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die stärkere amerikanische Art den Laich ihrer Mitbewohnerin auffrißt. Beobachtet habe ich solches allerdings nicht. Die Lage der mit *Physa heterostrophæ* SAY und der mit *Physa acuta* DRAP. besetzten Becken war örtlich nicht etwa getrennt, sondern manchmal dicht beieinander, so daß anzunehmen ist, daß die Tiere ganz unbeabsichtigt in die einzelnen Becken eingeschleppt wurden, wobei dann in denen zufällig durch *Physa heterostrophæ* SAY be-

setzten ein weiteres Fortkommen von *Physa acuta* DRAP. unmöglich wurde.

In der Folgezeit muß darauf geachtet werden, wie sich das Verhältnis der beiden verwandten Arten zueinander auswirkt, ferner ob *Physa heterostrophia* SAY unter ähnlichen Erscheinungen auch in anderen botanischen Gärten auftritt. Für eine spätere Ausbreitung im Freiland hat die nordamerikanische Art durch die Gewöhnung an größere Unbilden der Witterung in ihrer Heimat vielleicht sogar bessere Aussichten als die mediterrane *Physa acuta* DRAP. In die Freilandbecken des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem hat *Physa heterostrophia* SAY bisher noch nicht Eingang gefunden.

30. *Helisoma (Pierosoma) tumida* PFR.

Heimat: Westindien. Zu den häufigsten Wasserschnecken der Warmhäuser des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem gehört die Planorbide *Helisoma (Pierosoma) tumida* PFR., deren Bestimmung Mr. BRYANT WALKER in Detroit in freundlicher Weise nachprüfte. Besonders zahlreich, geradezu massenhaft belebt die Art die Wasserbecken des Wasserpflanzenhauses, wo sie zusammen mit *Physa heterostrophia* SAY die häufigste Wasserschnecke ist. Auch in drei weiteren zementierten Wasserbecken anderer Warmhäuser habe ich sie in beträchtlicher Zahl vorgefunden. Sie hat sich also nicht wie die *Physidae* oder *Pseudo-succinea peregrina* CLESS. über die Mehrzahl der Wasserbecken ausgebreitet, vielmehr nur diejenigen besiedelt, die reichlichen Pflanzenwuchs aufweisen. In die Freilandteiche des Berliner Botanischen Gartens ist *Helisoma (Pierosoma) tumida* PFR. nach meinen Feststellungen bisher nicht gelangt. Es könnte sicher dabei ebenso wie bei anderen tropischen Wasserschnecken nur um eine Frist bis zum nächsten Winter handeln.

B. Gewächshäuser der Gartenbaugroßbetriebe des Herrn Hermann Rothe in Berlin-Zehlendorf.

Die Fauna der Gewächshäuser dieser Handelsfirma ist an Arten nicht so reichhaltig wie die des Botanischen Gartens. Außer der geringeren Ausdehnung der Anlagen erklärt sich das wohl daraus, daß nicht aus den verschiedensten Ländern Pflanzen eingeführt werden, sondern daß sich die Einfuhr und die Handelsbeziehungen in ganz bestimmten Richtlinien bewegen. Das ist auch an den eingeschleppten Tieren bis zu einem gewissen Grade zu erkennen. Sie sind hauptsächlich mediterran. Einige tropisch-amerikanische Arten fanden sich in den Gewächshäusern, wo die reiche Orchideen-Sammlung der Firma untergebracht ist.

1. *Oligochaeta*.

Von weit verbreiteten europäisch-östlich nordamerikanischen Lumbriciden bestimmte Herr Prof. Dr. W. MICHAELSEN in meinem Zehlen-

dorfer Gewächshausmaterial *Dendrobaena subrubicunda* EISEN, *Eisenia rosea* SAV. und *Eisenia foetida* SAV. Weitere 4 Regenwurmarten sind den eingeschleppten Tieren zuzurechnen.

1. *Bimastus tenuis* EISEN.

Heimat: Wahrscheinlich östliches Nordamerika. Daß dieser Regenwurm für das Gebiet zur Adventivfauna zu rechnen ist, wurde bei Besprechung des Materials aus dem Botanischen Garten von Berlin-Dahlem erwähnt.

2. *Eisenia austriaca* MICH.

Diese Art wurde bisher nur in wissenschaftlichen Lokalitäten gefunden (Wien, Garten der biologischen Versuchsanstalt). Ich möchte sie daher zu den Arten rechnen, deren Heimat noch nicht mit Sicherheit feststeht und sie für Deutschland zur Adventivfauna stellen.

3. *Pheretima rodericensis* GRUBE.

Heimat der Gattung *Pheretima*: Südostasiatisches und malayisches Gebiet. Bereits mehrfach wurde diese Art in Gewächshäusern gefunden.

4. *Pontoscolex corethriurus* FR. MÜLL.

Heimat der Familie *Glossoscolecidae*: Tropisches Südamerika, südliches Mittelamerika und Westindien. Durch Verschleppung in den Tropen ist dieses Tier heute als zirkummundan anzusehen, wo es überall in Kulturböden und biologischen Gärten zu finden ist.

2. Isopoda.

An der Bestimmung des Zehlendorfer Materials an Gewächshaus-Isopoden sind wie bei den Asseln aus dem Botanischen Garten die Herren Prof. Dr. A. SCHELLENBERG und Dr. K. W. VERHOEFF beteiligt. Es konnten an indigenen Arten in den Gewächshäusern der Firma ROTHE die Asseln *Oniscus asellus* L., *Armadillidium pulchellum* SARS und *Porcellio scaber* LATR. festgestellt werden. Außerdem fanden sich 3 ursprünglich mediterrane Arten.

5. *Armadillidium nasutum* B. L.

Heimat: Mediterrangebiet.

6. *Porcellio dilatatus* B. L.

Heimat: Mediterrangebiet. Die Art wurde wiederholt in Kellern beobachtet.

7. *Porcellio laevis* LATR.

Heimat: Mediterrangebiet. Heutigentags durch Verschleppung fast kosmopolitisch.

3. Arachnoidea.

An indigenen Spinnen leben nach Herrn Dr. E. SCHENKEL in den Zehlendorfer Gewächshäusern *Nesticus cellulanus* CLERCK, *Meta merianae* SCOPOLI, *Zilla x-notata* CLERCK, *Araneus diadematus* CLERCK, *Xysticus cristatus* CLERCK, *Tegenaria atrica* C. L. KOCH. Daß einige der hier aufgeführten Arten zu Haustieren des Menschen geworden sind, wurde bereits bei Besprechung des Dahlemer Materials erwähnt. *Xysticus cristatus* CLERCK wurde nur einmal gefunden und ist wohl nur zufällig als häufiger Freilandbewohner eingeschleppt worden. Nur eine fremde Art von Spinnen konnte festgestellt werden.

8. *Theridion tepidariorum* C. L. KOCH.

Heimat: Unbekannt. Wie auch in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens ist diese in den Tropen weitverbreitete und bei uns in Warmhäusern häufig vorkommende Art die in den Zehlendorfer Gewächshäusern am meisten zu findende Spinne.

4. Myriopoda.

Von Dr. K. W. VERHOEFF.

„Die einzige Diplopodenart aus dem Material der Zehlendorfer Gewächshäuser, die in Brandenburg indigen ist, ist *Cylindroiulus teutonicus* Poc. Zwei weitere eingeschleppte Arten vervollständigen die Fauna:

9. *Orthomorpha gracilis* MEIN.

Heimat: Tropen. Auch in den Zehlendorfer Gewächshäusern fand sich diese tropische Art recht häufig und zwar in der bereits für den Botanischen Garten angegebenen Färbung von schwarz bis dunkelbraun mit gelblichen Seitenflügeln.

10. *Cylindroides britannicus* VERH.

Heimat: Nordeuropa. Wie in Dahlem zahlreich vertreten.

Von *Chilopoda* war die häufige deutsche Art *Lithobius forficatus* LATZ. in den Gewächshäusern in Zehlendorf zahlreich vertreten. Außerdem fand sich die eingeschleppte Art

11. *Lithobius microps* MEIN.

Heimat: Lebt in Gärten in wärmeren Teilen Deutschlands. Dieses für Brandenburg zur Adventivfauna zu rechnende Tier liegt in einem Männchen mit 25 Antennengliedern vor.“

5. Insecta.

Daß Insekten von mir in den Gewächshäusern nur beiläufig gesammelt wurden, ist bereits erwähnt. Auffallend ist im Gegensatz zu den in Dahlem vorgefundenen Verhältnissen die große Armut an Orthopteren, die vielleicht in den Zehlendorfer Gewächshäusern stärker verfolgt

werden. Herr Prof. Dr. W. RAMME bestimmte mein Material als 2 Arten, die als Mitglieder der Adventivfauna zu werten sind.

12. *Periplaneta australasiae* FABR.

Heimat: Ostindischer Archipel? Wie in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens ist diese heute kosmopolitische Schabe auch in den Warmhäusern in Zehlendorf häufig.

13. *Tachycines asymamorus* ADEL.

Heimat: Ostasien? Für diese Art gilt das, was bereits unter Beschreibung der Dahlemer Ausbeute gesagt ist.

Die von Herrn Prof. Dr. P. SACK durchgesehenen wenigen Dipteren bieten nichts von Belang; es mag vielleicht die indigene Art *Limnobia trivittata* SCHUM. erwähnt werden. Eingeschleppte Fliegen wurden ebenso wenig wie im Botanischen Garten festgestellt.

Von *Coleoptera* wurden nur zwei Arten in den Zehlendorfer Gewächshäusern gesammelt. Die eine Art ist die bereits im Botanischen Garten festgestellte, ruderale, indigene Carabide *Pseudophonus pubescens* MÜLL.

Der andere Käfer ist ein Fremdling:

14. *Diabrotica* spec.

Heimat: Tropisches Amerika. Die vorliegende Art gehört sicher in die zu den *Chrysomelidae Galerucini* zu rechnende Gattung *Diabrotica* CHEVR., die ausschließlich tropisch amerikanisch ist. Eine Bestimmung der Art war nicht möglich.

6. Mollusca.

Die Molluskenfauna der Gewächshäuser der Firma ROTHE in Berlin-Zehlendorf ist weit ärmer als diejenige des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem. Es überwiegen in den Zehlendorfer Gewächshäusern ebenfalls die Nacktschnecken, von denen an indigenen Arten die Ackerschnecken *Deroceras agrestis* L. und *Deroceras reticulatus* MÜLL., ferner *Limax* (*Limax*) *maximus* L. und *Limax* (*Limax*) *cinereoniger* WOLF festgestellt wurden. Natürlich tun diese auch hier erheblichen Schaden und werden rücksichtslos verfolgt. Von Gehäuseschnecken ist nur eine Art allgemein verbreitet und als häufig zu bezeichnen. Es ist das *Gonyodiscus rotundatus* MÜLL., der ebenso wie in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens auch in Zehlendorf in der besonderen Standortsmodifikation auftritt, die ich bereits oben beschrieben habe. Sonst konnte ich von indigenen Landschneckenarten noch *Carychium minimum* MÜLL., *Vallonia pulchella* MÜLL., *Cochlicopa lubrica* MÜLL. und *Vitrea* (*Vitrea*) *crystallina* MÜLL. nachweisen. Leere Weichtierschalen, die immerhin nicht beweisend dafür sind, daß die Art tatsächlich im Gewächshaus gelebt hat, vielmehr auch leer zufällig hereingebracht sein können, finden sich in den Gewächshäusern.

häusern in Zehlendorf weit seltener als im Botanischen Garten. Wie in den Gewächshäusern des Berliner Botanischen Gartens fehlt auch in denen der Firma ROTHE *Oxychilus* (*Oxychilus*) *cellarium* MÜLL. vollkommen. Jedoch auch *Oxychilus* (*Oxychilus*) *draparnaldi* BECK ist nicht vorhanden. Dennoch halte ich es nicht für ganz ausgeschlossen, daß früher vielleicht einmal das indigene *Oxychilus* (*Oxychilus*) *cellarium* MÜLL. durch die eingeschleppte Art *Oxychilus* (*Oxychilus*) *draparnaldi* BECK ausgerottet wurde, welche Schnecke dann aber ebenfalls erlosch. Vielerorts ist das heutige Fehlen unseres indigenen, in der Kulturzone früher allgemein häufigen *Oxychilus* (*Oxychilus*) *cellarium* MÜLL., vor allem in Westdeutschland, auf diese Weise zu erklären.

Von eingeschleppten Landschnecken konnte ich nur zwei in den untersuchten Gewächshäusern in Zehlendorf feststellen.

15. *Arion hortensis* FÉR.

Heimat: Westeuropa, westliches Mediterrangebiet. Die Art ist hier mindestens ebenso häufig wie im Botanischen Garten. Sie lebt auch in Zehlendorf sowohl in den Gewächshäusern als auch im Freien in den Blumenkulturen und wird überall recht schädlich. Die sich auf die verschiedenen Arten der *Limacidae* erstreckenden Vertilgungsmaßnahmen werden auch bei dieser Nacktschnecke angewendet.

16. *Eobania vermiculata* MÜLL.

Heimat: Mediterrangebiet. Im August 1928 entdeckte ich in einem Gewächshaus eine junge Helicide an der Wand festgeheftet sitzen, die sich als *Eobania vermiculata* MÜLL. erwies. Weitere Nachforschungen blieben erfolglos; auch vorher war von den diensttuenden Gärtnern nichts dergleichen bemerkt worden. So handelt es sich wohl nur um ein vereinzelt eingeschlepptes Exemplar. Da die Art im Gebiete des Mittelländischen Meeres die Nähe des Menschen durchaus nicht scheut und beispielsweise in Gärten an der Riviera oft massenhaft nach Art unserer *Cepaea*-Arten auftritt, so ist eine Verschleppung wohl möglich, vor allen von jugendlichen Individuen, die leichter ein geeignetes Versteck finden als große. Nach Angaben des Personals kommt eine Einschleppung von der Riviera für diesen Fall wohl in Frage. In der Literatur ist nichts über ein solches Auftreten der Art in Deutschland vermerkt worden.

Ein Vorkommen von *Eobania vermiculata* MÜLL., das wohl auf ähnliche Weise zustande gekommen ist, wird aus der Schweiz, aus Genf, gemeldet. Nach einer Erwähnung der Schnecke in einem Verzeichnis der Mollusken von Genf im Jahre 1908 (27), wird sie 1909 aus dem Rosarium (Roseariae) der Stadt angegeben (28). J. FAVRE berichtet jedoch 1927, daß dieser Fundort durch Bebauung des Platzes zerstört wurde (29).

Doch hat diesem Autor ein 1925 in einem Garten in Cointrin bei Genf gefundenes Exemplar vorgelegen.

In solchen Gebieten Frankreichs, wo die Schnecke nicht zu den indigenen Tieren gehört, ist sie ebenfalls verschleppt im Freien aufgefunden worden, allerdings in dem milden atlantischen Küstengebiet in der Umgebung von La Rochelle im Département Charente-Inférieure (30).

Vertreter unserer indigenen Wasserschnecken oder Muscheln habe ich in den Gewächshäusern der Firma ROTHE nicht gefunden, auch weder *Physa acuta* DRAP., noch eine andere *Physa*-Art. Dagegen konnte ich in den Orchideenhäusern zwei kleine, aber recht bemerkenswerte exotische Wasserschnecken beobachten.

17. *Galba (Galba) cubensis* PFR.

Heimat: Westindien und die benachbarten nord-, mittel- und süd-amerikanischen Gebiete. Seit Sommer 1928 habe ich in den zementierten Wasserbehältern zweier Orchideenhäuser der Firma ROTHE verschiedentlich *Lymnaeidae* angetroffen, die zweifellos zu der amerikanischen *Galba (Galba) cubensis* PFR. gehören. Die Art ist in den Wasserbecken durchaus nicht so zahlreich wie etwa *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem. Immerhin habe ich bei intensivem Suchen stets einige Exemplare von *Galba (Galba) cubensis* PFR. gefunden. Auch außerhalb des Wassers habe ich die Tiere an feuchten Stellen des betreffenden Beckens feststellen können.

Diese Art ist bisher noch nicht aus Europa gemeldet worden. Vielleicht gehört zu ihr die kleine Schnecke, die A. W. STELFOX 1911 als „*Limnaea* sp.” bezeichnet hat und die er sehr häufig in einem Gewächshaus von Glasnevin, einem Vorort von Dublin, in Irland gefunden hat (14). Er vergleicht die Schnecke mit der indigenen *Galba (Galba) truncatula* MÜLL., von der sie durch die Farbe des Gehäuses, ein klares, durchscheinendes Gelb unterschieden sei. Auch STELFOX betont, daß er seine Tiere an der Außenseite feuchter Behälter angetroffen habe, eine Eigentümlichkeit, die übrigens auch bei unserer *Galba (Galba) truncatula* MÜLL. häufig vorkommt.

18. *Tropicorbis orbiculus* MOR.

Heimat: Mittelamerika. Zusammen mit *Galba (Galba) cubensis* PFR. stellte ich in den zementierten Wasserbehältern zweier Orchideenhäuser der Firma ROTHE im Jahre 1928 mehrfach eine kleine Planorbide fest, die ich als eine der mittelamerikanischen Arten ansprach. Mr. BRYANT WALKER in Detroit bestätigte sie dann als den mittelamerikanischen *Tropicorbis orbiculus* MOR. Die Art ist nicht sonderlich häufig; doch konnte ich sie bei verschiedenen Besuchen in einzelnen Exemplaren bestätigen.

C. Aquarien der Zoologischen Handlung der Herren Scholze und Pötzschke in Berlin.

Die Behälter der Zoologischen Handlung der Herren SCHOLZE und PÖTZSCHKE habe ich eingehend auf Weichtiere durchgesehen. Etwa angesiedelte Landschnecken wurden nicht beobachtet. Wassermollusken waren dagegen häufig in den Aquarien anzutreffen. Von indigenen Arten hatte sich *Planorbarius corneus* L. selbständig über eine Reihe von Aquarien ausgebreitet. Ob er eingeschleppt oder absichtlich eingeführt wurde, läßt sich nicht mehr mit Bestimmtheit feststellen. Bei der Beliebtheit der Art als Aquarientier erscheint letzteres sehr wahrscheinlich. Vielleicht sind weitere Einschleppungen von Posthornschnecken hinzugekommen. Die Art bewohnt aber bei weitem nicht alle Aquarien und fehlt in vielen. Als unbeabsichtigte Bewohner einer größeren Anzahl von Wasserbecken der Handlung sind keine weiteren indigenen Weichtiere zu nennen. Absichtlich werden vorübergehend manchmal größere Mengen einheimischer Mollusken als Vorrat gehalten, unter ihnen außer dem genannten *Planorbarius corneus* L. besonders die beliebte Sumpfdeckelschnecke *Viviparus viviparus* L. In der Anstalt für den Handel absichtlich gezüchtet werden die rote, semialbinotische Form des *Planorbarius corneus* L. und der seit 1926 aus Australien eingeführte, sich leicht vermehrende und als Aquarientier sich rasch großer Beliebtheit erfreuende *Bulinus proteus* Sow. Außer diesen Tieren konnte ich drei fremde, unabsichtlich eingeschleppte Schneckenarten in den Aquarien der Zoologischen Handlung feststellen.

1. *Pseudosuccinea columella* SAY.

Heimat: Nordamerika. Im Jahre 1928 entdeckte ich in einem Aquarium ein einzelnes Exemplar einer Lymnaeide, das zweifellos in die Gattung *Pseudosuccinea* BAKER gehört. Es war jedoch nicht die in dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem eingeschleppte und dort in den Gewächshäusern häufige *Pseudosuccinea peregrina* CLESS. Mit Bestimmtheit glaube ich vielmehr in dem Tiere die nordamerikanische *Pseudosuccinea columella* SAY zu erkennen. Die Suche nach weiteren Exemplaren blieb erfolglos, womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß nicht womöglich doch noch weitere Stücke zwischen den zahlreichen Wasserpflanzen sich dem suchenden Auge verbargen. Die Angestellten meinten, schon einige Male solche Schlamm Schnecken gesehen zu haben, wobei es sich aber doch ebensogut um Verwechslungen mit anderen *Lymnaeidae*, auch einheimischen Arten, gehandelt haben kann. Die Einschleppung mit nordamerikanischen Importen wurde als durchaus möglich erklärt. Das verhältnismäßig kleine, ziemlich zerbrechliche, für eine *Pseudosuccinea* dennoch recht festschalige Exemplar von 16 mm Schalenlänge wurde mir in freundlicher Weise überlassen. Unerwartet

laichte es im Aquarium und erzeugte eine zahlreiche Nachkommenschaft.

2. *Physa acuta* DRAP.

Heimat: Mediterrangebiet. Diese Art bevölkert allgemein die Wasserbehälter der Handlung und breitet sich rasch von Becken zu Becken aus. Es ist wenig erstaunlich, daß diese mediterrane Art, die schon durch die Wasserpflanzenkulturen der botanischen Gärten sich weit über Deutschland ausgebreitet hat, auch mit Wasserpflanzen in den Behältern der Aquarienliebhaber auftauchte. Etwa seit der vergangenen Jahrhundertwende trat sie in den Aquarien auf und wurde in den Aquarienhandlungen in wenigen Jahren ein so allgemeiner Bewohner aller Becken, daß sie 1914 in der Mehrzahl der Aquarien der Liebhaber zu sehen war. Ich habe in jenen Jahren im besonderen auf diese Schnecke geachtet und sie teils als absichtlichen, häufiger als unbeabsichtigten Insassen fast aller Behälter in den Aquarienausstellungen beobachtet.

Außer einer Verschleppung von Aquarium zu Aquarium mögen bei dem Tiere auch stets weitere Neueinschleppungen mit Wasserpflanzen aus dem Mediterrangebiet hinzugekommen sein. Dafür spricht die Beobachtung, daß etwa seit der zweiten Hälfte des Weltkrieges ein ganz auffallender Rückgang in den Beständen von *Physa acuta* DRAP. in den Aquarien zu beobachten ist, ein Rückgang, der den tiefsten Punkt allerdings erst nach dem Kriege in den Jahren 1919 und 1920 erreichte. Mit dem Ausbruch des Weltkrieges hatte die Einfuhr ausländischer Wasserpflanzen und Tiere für die Aquarienliebhaberei aufgehört. Und in jenen Jahren wirtschaftlichen Niederganges nach dem Kriege mag die Einfuhr von solchen Dingen wohl auch recht gering gewesen sein. Dann aber füllten sich die Bestände allmählich selbständig neu auf, und heute ist *Physa acuta* DRAP. wieder ein häufiger Gast in den Aquarien in Deutschland, wenn auch die Art noch nicht die allgemeine Verbreitung wiedererlangt hat, die sie 1914 hatte.

Dieser Rückgang und dieses stellenweise fast vollständige Erlöschen der Schnecke in den Aquarien ist eine recht auffällige Erscheinung. Man sollte doch annehmen, daß eine derart in den Aquarien heimisch gewordene Schnecke gut auf Blutauffrischung und Nachschub aus der Heimat verzichten könne. Meiner Ansicht nach ist der Grund dieses Verhaltens wohl auch auf anderem Gebiete zu suchen. Die Schneckenbrut wird nämlich von den Fischen gern gefressen und eifrig verfolgt, die den größeren Schnecken nichts mehr anhaben können. So vermute ich, daß es wohl hauptsächlich die Fische gewesen sind, die allmählich die Schneckenbestände durch Vertilgen der Brut dezimierten. Während sonst vielleicht oft neue Pflanzen in die Wasserpflanzenkulturen und Aquarien kamen und neuen Zuzug an Schnecken unabsichtlich mitbrachten, kam

dieses in den Wirrnissen der Kriegs- und Nachkriegszeit seltener vor, weshalb *Physa acuta* DRAP. allmählich aus den Aquarien verschwand. Über einen etwaigen Rückgang oder gleichmäßiges Fortbestehen der Bestände von *Physa acuta* DRAP. in Wasserpflanzenzuchtanstalten ohne größere Fischbestände konnte ich leider nichts in Erfahrung bringen.

3. *Planorbina straminea* DUNK.

Heimat: Südamerika. In den Aquarien der Zoologischen Handlung der Herren SCHOLZE und PÖTZSCHKE hat sich ziemlich allgemein eine Planorbide angesiedelt, in der die neotropische *Planorbina straminea* DUNK. festgestellt werden konnte, welche Bestimmung Mr. BRYANT WALKER in Detroit in freundlicher Weise bestätigte. Ich stellte die Art bei Prüfung der Betriebe im Jahre 1927 fest. Sie vermehrt sich vor allem in den geheizten Aquarien reichlich, ließ sich auch von Tieren, die mir die Firma in zuvorkommender Weise überließ, gut im Zimmer züchten. Ob die Art bereits weiterhin in Aquarien von Liebhabern Eingang gefunden hat, konnte ich nicht in Erfahrung bringen; eine Verschleppung mit verkauften Wasserpflanzen wäre zweifellos leicht möglich. Bisher konnte ich jedoch einen solchen Fall nicht feststellen, obwohl ich zahlreiche Aquarien in Berlin daraufhin prüfte. Ob sich *Planorbina straminea* DUNK. etwa nach Art von *Physa acuta* DRAP. mit der Zeit ebenfalls über die Liebhaberaquarien ausbreitet, muß die Zukunft lehren. Übrigens ist *Planorbina straminea* DUNK. nicht als Fremdling erkannt worden; das Personal der Anstalt hielt die Tiere für Kümmerformen von *Planorbarius corneus* L., die im Verlauf mehrerer Generationen in den Aquarien entstanden.

Literatur.

1. Bouvier, E. L., André, E., Simon, E., Brölemann, Dollfus, A., et Dautzenberg, P.: Animaux recueillis dans les serres du Muséum. Bull. d. Mus. d'Hist. Nat. 2, 23—29. Paris 1896. — 2. Dollfus, A., André, E., Simon, E., Chevreux, E., et Dautzenberg, P.: Recherches zoologiques dans les serres du Muséum de Paris. Feuille d. Jeun. Nat. III, 26, 90—94, 112—114. Paris 1896. — 3. The Wild Fauna and Flora of the Royal Botanic Gardens, Kew. Bull. miscell. Informat. bot. Gard. Kew. Additional Series V. London 1906. — 4. Patience, A.: On a new British Terrestrial Isopod. J. Linnean Soc., Zool. 30, Nr. 195, 42—44, Pl. 7. London 1907. — 5. Graeve, W.: Die Trichoniscinen der Umgebung von Bonn. Zool. Jb., Abt. Syst., Geogr. u. Biol. Tiere 36, H. 2/3, 199—228, Taf. 4—6, auf S. 219—222. Jena 1914. — 6. Schubart, O.: Die Diplopodenfauna Dänemarks. Entomol. Medd. 16, 57—105, auf S. 82—87. Kjöbenhavn 1926. — 7. Zacher, F.: Eine neue Gewächshausheuschrecke. Anz. Schädlingsskde. 3, 33—34. Berlin 1927. — 8. Boettger, C. R.: Beeinflussung des Schalenbaus der Landschnecke *Gonyodiscus rotundatus* Müller. Biol. Zbl. 49, 559—568. Leipzig 1929. — 9. Reinhardt, O.: Verzeichniss der Weichthiere der Provinz Brandenburg. 2. Ausgabe. Märkisches Provinzialmuseum der Stadtgemeinde Berlin, S. 6—7. Berlin 1899. — 10. Babor, J.

- und Novák, J.: Verzeichnis der posttertiären Fauna der böhmischen Weichtiere. Nachr.bl. dtsh. Malak.-Ges. **41**, 118—128, 145—162, auf S. 162. Frankfurt a. M. 1909. — 11. Lindholm, W. A.: Bemerkungen über einige Hyalinien Rußlands nebst Beschreibung einer neuen Art. Ebenda **43**, 94—99, auf S. 98—99. Frankfurt a. M. 1911. — 12. Lindholm, W. A.: Miscellaneous notes on palaearctic land and fresh-water Mollusks. Annuaire du Musée Zool. Acad. Sci. Russie **23**, 304—320, auf S. 307 (1918—1922). Petrograd 1922. — 13. Luther, A.: Bidrag till kannedomen om Land- och Sötvattengastropodernas utbredning i Finland. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. **20**, Nr. 3, 55. Helsingfors 1901. — 14. Stelfox, A. W.: A List of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland. Proc. Roy. Irish Acad. **29**, Sect. B, Nr. 3, 65—164, Pl. VII, auf S. 133—134. Dublin 1911. — 15. Cockerell, T. D. A.: Notes on the Conchological Society's New List of British Mollusca. Hardwicke's Science-Gossip. **29**, 15—16, 25—28, auf S. 26. London 1893. — 16. Brindley, H. H.: Mollusca. In: The Wild Fauna and Flora of the Royal Botanic Gardens, Kew. Bull. miscell. Informat. bot. Gard. Kew, Additional Series V, 12—14, auf S. 13. London 1906. — 17. Baker, F. C.: *Limnaea auricularia* in America. Nautilus **15**, Nr. 5, 59. Philadelphia 1901. — 18. Call, B. E.: The European Pond-snail. Science. N. S., **16**, 65. New York 1902. — 19. Schlesch, H.: Kleine Mitteilungen. II. Arch. Molluskenkde. **60**, 126—132, Taf. V, auf S. 128. Frankfurt a. M. 1928. — 20. Geyer, D.: Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg **63**, 418—434, auf S. 426. Stuttgart 1907. — 21. Lindinger, L.: Spinnende Schnecken. Zool. Anz. **29**, 605—610, auf S. 606. Leipzig 1905. — 22. Geyer, D.: Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken, 3. Aufl., S. 153. Stuttgart 1927. — 23. Ellis, A. E.: British Snails. A Guide to the Non-Marine Gastropoda of Great Britain and Ireland, Pliocene to Recent. S. 118. Oxford 1926. — 24. Frankenberger, Z.: *Physa heterostropha* Say in Europe. Nautilus **27**, Nr. 10, 112—113. Boston 1914. — 25. Boettger, C. R.: Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna Schlesiens. Nachr.bl. dtsh. Malak.-Ges. **45**, 153—163, auf S. 161. Frankfurt a. M. 1913. — 26. Boettger, C. R.: „*Physa heterostropha* Say“ in Europe. Nautilus **28**, Nr. 5, 69—70, Pl. III, fig. A. Boston 1914. — 27. Stauffer, E.: Liste d'espèces de Mollusques récoltés dans les environs de Genève. Bull. Soc. Zool. Genève **1**, fasc. 9, 214. Genève 1908. — 28. Kampmann, A.: Catalogue des Mollusques du canton de Genève et des régions voisines. Bull. Soc. Zool. Genève **1**, fasc. 10, 226—252, auf S. 231, 241. Genève 1909. — 29. Favre, J.: Les Mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève. Mém. Soc. de Phys. et d'Hist. Nat. de Genève **40**, fasc. 3, 171—434, Pl. 14—27, auf S. 205. Genève 1927. — 30. Germain, L.: *L'Helix vermiculata* Müller aux environs de la Rochelle. La Feuille des Jeunes Naturalistes **38**, Nr. 445, 21—22. Paris 1907.

ÜBER DEN BEGATTUNGSVORGANG BEI EINIGEN ARRHENURUS-ARTEN.

Von

O. LUNDBLAD.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. Juni 1929.)

Seitdem der Vater der Hydracarinenforschung, der Däne O. F. MÜLLER, im Jahre 1780 die Paarungsstellung der Gattung *Arrhenurus*, nach Beobachtungen an *A. globator* (O. F. MÜLL.), abgebildet und kurz beschrieben hatte, ist die Kopulation bei dieser Wassermilbengattung mehrmals in den verschiedensten Arbeiten und Handbüchern erwähnt und als Beispiel einer der wunderbarsten Paarungsstellungen unter den Tieren angeführt worden. Man hat auch über den Sinn dieser sonderbaren Stellung spekuliert, ohne daß es gelungen ist, den Vorgang näher zu verfolgen und hierdurch einen soliden Grund zur Auslegung desselben zu schaffen.

MÜLLER äußert sich in dieser Sache wie folgt¹: „On sait la maniere de s'accoupler très singulière des araignées, décrite par Mrs. LYONET & GEOFFROI; quoique nos *Tiques aquatiques* ressemblent fort à celles-ci leur accouplement pourtant est très différent. Les parties de la génération du mâle se trouvent dans le canal de sa queue, mais je ne les ai pu decouvrir, quoiqu'elle soit transparente, néanmoins l'inspection de l'accouplement ne permet pas d'en douter. Les parties de la femelle se font remarquer au dessous du ventre par une tache blanche, au milieu de laquelle, comme j'ai déjà dit, il y a un trou noirâtre. L'attitude dans leur accouplement est fort étrange and peut-être sans exemple. Le mâle nage dans sa situation ordinaire; la femelle s'approche derriere, s'eleve obliquement, le joint de maniere que la fente de la tache blanche de son ventre touche à l'ouverture du canal de la queue du mâle; et les voilà en action. A l'œil on ne voit, qu'un petit point entrainer un plus grand, mais à l'aide d'une bonne loupe on observe, que le petit point est le mâle, qui nage avec sa moitié en croupe.

Dans cette course la femelle remue de temps en temps ses pattes posterieures & tient les antérieurs étendues en l'air toutes roides. Quand la mâle semble fatigué de la course et s'arrête, la femelle branle de côté à l'autre la queue du mâle; après quoi il recommence sa course. Cet accouplement se fait au mois d'out & dure quelques jours de suite.“

Als besonders wichtige Momente dieser Schilderung sollen hier die folgenden hervorgehoben werden. MÜLLER hat ganz richtig die eigentümliche Kopulationsstellung bei *Arrhenurus globator*, das Weibchen dabei in schiefer Lage am Ende

¹ Ich zitiere nach seiner 1781 erschienenen großen Wassermilbenabhandlung (S. XIX—XX).

des Schwanzanhanges des Männchens reitend, beobachtet. Er nimmt folglich, freilich mit Unrecht, an, die Geschlechtsorgane haben im Schwanze ihren Platz und münden am Ende des Anhangs. Er hat beobachtet, daß derjenige Teil des Schwanzanhangs, der die von ihm postulierte Öffnung besitze, bei der Paarung in direkte Berührung trete mit der weiblichen Genitalöffnung, die er auch bemerkt hat („une tache blanche“). Offenbar stellt sich MÜLLER eine ganz direkte Samenüberführung seitens des Männchens vor.

KOENIKE hat sich in einer Arbeit (1881, S. 611) über den Paarungsvorgang wie folgt geäußert: „Am 12. August vorigen Jahres erblickte ich in meinem Hydrachnidengefäß, in welchem ich eine größere Anzahl Wassermilbenarten beisammen habe, zwei *Arrhenurus*-Species, anscheinend in Kopulation begriffen. Ich fing das Paar mittels einer Glasröhre und that es unter das Mikroskop, ohne daß die Vereinigung der beiden Thierchen gelöst wurde. Das Männchen machte die größte Anstrengung, eine Trennung zu bewerkstelligen, was ihm jedoch nicht gelang, selbst nicht als ich einen Tropfen Alkohol unter das Deckglas brachte, in Folge dessen die Bewegungen beider Milben lebhafter wurden. Sie haften mit der ventralen Körperseite durch einen zähflüssigen Schleim an einander, in welchem Zustande ich sie nun in einem mikroskopischen Dauerpräparate besitze. Ich vermuthete in dem weißlichen Schleim den Samen; doch vermochte ich weder Spermatophoren noch Spermatozoen zu erkennen.“

KOENIKE gibt leider nicht an, welche Art er vor Augen gehabt hat. Wie ersichtlich und wie ich in einer anderen kleinen Arbeit schon bemerkt habe (1929 a, S. 556), scheint es aus der KOENIKESchen Beschreibung hervorzugehen, daß die von ihm beobachteten Kontrahenten ihre Bauchseiten einander zuwandten. In solchem Falle liegt entweder eine ganz andere Paarungsstellung als die von MÜLLER, mir und anderen Forschern bei *A. globator* beobachtet vor, was wohl auch nicht undenkbar wäre, da wir innerhalb dieser großen Gattung, die mehrere Untergattungen umfaßt, die verschiedenste Ausbildung der mit der Kopulation offensichtlich in Zusammenhang stehenden Vorrichtungen beim Männchen vorfinden, oder es könnte sich möglicherweise um eine andere Phase der Paarung handeln. Die eigentliche Begattung, d. h. die Samenübertragung, wurde nämlich noch von niemandem beobachtet. Wie ich in meiner früheren Schrift schon bemerkte, ist die Samenüberführung während der von MÜLLER geschilderten Paarungsstellung schwerlich denkbar und jedenfalls vorläufig ganz rätselhaft.

Auch bei PERSIG (1897—1900, S. 273) finden wir einige Angaben über die Paarung der Gattung *Arrhenurus*, ohne daß eine Klärung derselben erbracht wird. Auch nicht die Spezies, die zur Beobachtung diente, ist angegeben. PERSIG sagt: „Mit nur weniger Ausnahme hat das Männchen als accessorisches Begattungsorgan am Hinterende oder in der Anhangsmulde ein verschiedengestaltiges, meist rinnenartiges Chitingebilde, den Petiolus.“ „In keiner anderen Gattung als gerade bei *Arrhenurus* hat man so häufig Gelegenheit, die Kopulation mit Gemächlichkeit zu beobachten, da Männchen und Weibchen mittelst einer Kittmasse auf geraume Zeit fest miteinander verbunden sind, wobei der schon erwähnte Petiolus an die weibliche Geschlechtsöffnung herangebracht wird.“ Wie ersichtlich enthält die Darstellung PERSIGS über die MÜLLERSchen Beobachtungen hinaus nichts Neues, abgesehen von der Angabe, daß der Petiolus als „akzessorisches Begattungsorgan“ diene¹.

Den einzigen Versuch einer rationellen Lösung der Frage machte THON in einer

¹ PERSIG äußert sich nicht darüber, was unter „accessorisches Begattungsorgan“ zu verstehen wäre: ein unechtes Begattungsorgan, d. h. ein der Samenüberführung dienendes Einführungsorgan oder ein als Klammerorgan dienendes Hilfsorgan, etwa dem Titillator der Orthopteren entsprechend.

sehr interessanten und gründlichen Arbeit, die aber hauptsächlich anatomischer Natur ist. Das Ziel seiner Arbeit gibt er wie folgt an (1900, S. 109): „Der Zweck dieser kleinen Abhandlung ist der, die Kopulationsorgane der Hydrachnidengattung *Arrhenurus* DUGÈS, besonders das bis jetzt räthselhafte, nur dieser Gruppe eigene Organ, den sogenannten Petiolus, zu erklären.“ Er untersuchte zu diesem Zwecke *A. globator* (O. F. MÜLL.), *A. neumani* PIERS., *A. tricuspidator* (O. F. MÜLL.) (= *A. maximus* PIERS.), *A. bicuspidator* BERL. (= *A. tricuspidator* THON) und *A. albator* (O. F. MÜLL.). Von diesen gehören alle der Untergattung *Arrhenurus* s. str. an, d. h. sie besitzen einen Petiolus, mit Ausnahme der ersten Art, die zur Untergattung *Megaluracarus* gehört und anstatt der Eckfortsätze und des mächtigen Petiolus einen walzenförmigen Körperanhang hat.

S. 112 seiner Arbeit stellt und beantwortet THON die folgende Frage: „Was für ein Organ ist der Petiolus? Sagen wir im Voraus: ein Genitalorgan“. Anatomisch ist der Petiolus eine Hervorstülpung der äußeren Haut, also ein dermales Organ, wie aus THONS Arbeit deutlich hervorgeht. Er hat auch den Penis untersucht und gibt S. 116 an: „Der Penis ist eine lange, schlanke, wellenförmig gebogene Röhre, aus einem steifen, festen Chitin, durch seine Form vollkommen dazu geeignet, um an der Bauchseite des Körpers hervorgeschoben und in die Öffnung des Weibchens eingeführt zu werden.“ Wenn aber THON (l. c. S. 117) sagt, daß „ein so organisierter und in dem Maße entwickelter Penis, soweit natürlich bekannt ist, ist bei keinem Hydrachniden zu finden“, so befindet er sich im Irrtum. Seine beiden Sätze (l. c. S. 117): „Was uns überrascht, ist der Umstand, daß hier das für die Hydrachnidenmännchen so charakteristische, unterstützende Organ des Penis, das sogenannte Chitingerüst, absolut fehlt, Vielleicht hängt es mit der Gegenwart des Petiolus zusammen“, sind auch, wie schon von KOENIKE (1901, S. 90—91) nachgewiesen und von mir bestätigt worden ist, grundfalsch. Alle Hydracarinae haben, soweit bekannt, einen Penis, der mit Chitingerüst versehen ist; dieses Gerüst ist bei allen *Arrhenurus*-Männchen ganz deutlich, obgleich schwach, entwickelt.

Nach THON (l. c. S. 119) wird der Penis bei *Arrhenurus* „durch 6 Paar Muskeln in Bewegung gesetzt, welche, an den Genitalplatten beginnend, an der Basis des Penis inserieren. Die Genitalplatten, welche bei anderen Wassermilben sehr wichtig sind, haben hier keine Bedeutung und sind nur an der äußeren Bauchseite durch eine stärkere Haut angedeutet. Sie dienen nur zur Insertion der Penis-muskeln.“ Der letzte Satz dürfte auch falsch sein, denn deutliche Genitalplatten sind doch bei allen *Arrhenurus*-Arten entwickelt und sind wahrscheinlich hier, wie anderswo, nervöser Natur („Genitalsinneskörperchen“, THON l. c. S. 121).

Ein wichtiges Ergebnis der THONSchen Arbeit ist der Nachweis beim *Arrhenurus*-Männchen von sehr mächtigen Drüsen, die bei den schwanztragenden Arten im Schwanzanhang liegen, bei den mit Rückenhöckern versehenen in den Rückenhöckern münden. THON nennt sie akzessorische Genitaldrüsen und gibt die Funktion wie folgt an (l. c. S. 124): „Aus der ganzen Organisation ist ersichtlich, daß sie beim Coitus im nicht geringen Maße fungieren.“

Über den Petiolus lesen wir noch folgendes (l. c. S. 125): „Welche Bedeutung hat der Petiolus? Beim Coitus steckt er immer in der Vagina des ♀, so daß es wagrecht schwimmt, und das ♂ hängt nach unten. NORDENSKIÖLD bezeichnete seine Function als reizend, er ist also nach ihm ein Reizorgan. Wir erkennen aber leicht, daß diese Function, wenn sie überhaupt besteht, erst secundär ist. — Wenn wir alle Species der Gattung *Arrhenurus* überblicken, sehen wir, daß der Petiolus vollkommen entwickelt ist dort, wo der hintere Körperanhang mit Höckern, Ausläufern usw. versehen ist, durch welche der directe Contact beider Individuen erschwert ist (*Arrhenurus neumani*, *maculator*, *bruzelii*, usw.).“

„Wenn wir nun die verschiedenen Petiolus-Formen betrachten, sehen wir, daß er bei der Mehrzahl der Arten am distalen Ende erweitert, ferner mit Höckern, Spitzen versehen und nicht selten in ankerförmige Häkchen erweitert ist.“ „Wir kommen also ganz natürlich zu dem Schlusse, daß dieses Gebilde ein vollkommenes Haftorgan ist, welches zum sicheren Anhalten des Weibchens und Männchens dient, wozu noch zahlreiche steife Borsten in der nächsten Nachbarschaft des Petiolus behilflich sind, so auch jenes hyaline Chitinstück, das sich an der Basis des Petiolus befindet.“

„Regelmäßig sitzt an jeder Seite des Petiolus eine kurze, gebogene und eine lange, gerade Borste. Diese gebogene Borste deutet schon durch ihre Form offenbar auf eine Haftfunction.“ „Auch die Genitalöffnung des Weibchens ist dieser Einrichtung entsprechend modifiziert. Nach außen decken diese Öffnung kurze, helmartige Schamlippen, welche am inneren Rande mit einer starken, chitinösen Wulst versehen sind, hinter der sich der Petiolus leicht anhalten kann. Der Penis, welcher, wie schon gesagt, durch seine Form dazu sehr zweckmäßig eingerichtet ist, wird dann längs der Bauchseite des Körpers hervorgeschoben und neben dem Petiolus in die weibliche Öffnung eingeführt. Der Petiolus kann da auch die Function eines Reizorgans versehen. Eine große Rolle spielen hier die beschriebenen veränderten Hautdrüsen. Bei den Petiolus-tragenden Arten betheiligen sich augenscheinlich nur die letzten 2 großen Drüsenpaare, bei den Arten des ersten Typus jedoch etwa alle 4 Paare. Es ist zweifellos, daß die starke Secretproduction dieser so hoch differenzirten Drüsen einen leichten Contact und das Anhaften beider Individuen ermöglicht. Doch wie ist der Petiolus bei den Formen des ersten und zweiten Typus ersetzt? Bei der gewöhnlichen Form *Arrhenurus globator* legt sich beim Coitus das Männchen mit der ganzen hinteren Fläche des Körperanhanges an die Öffnung des Weibchens und da spielen nach Allem die Hauptrolle jene 8 Drüsen.“ „Was die Formen des zweiten Stammes anbelangt, ist es fast zweifellos, daß gerade so wie bei den Formen des ersten Typus auch hier die Drüsen die Hauptrolle spielen.“

Das vierte Bein hat nach THON die folgende Aufgabe (l. c. S. 126): „Nicht wenig hilft den Männchen beim Coitus das 4. Fußpaar. Die Männchen tragen es immer über den Körper emporgehoben, und schon daraus können wir schließen und überzeugen uns auch beim Coitus selbst, daß sie zum Fassen des Weibchens dienen. In einigen, aber sehr seltenen Fällen ist dieses Paar normal organisirt, ohne irgend welche besondere Apparate, aber bei der übergroßen Mehrzahl der Arten aller drei Typen finden wir am vierten Gliede ein kurzes, mit gebogenen Borsten versehenes Anhängsel, welches zum Festhalten des Weibchens dient.“

Seine interessante Arbeit schließt THON unter anderen mit folgenden, zusammenfassenden Bemerkungen (l. c. S. 128): „Der Penis ist ein vollkommenes Einführungsorgan.“ „Der Petiolus ist . . . ein vollkommenes Haftorgan.“ „Beim Coitus betheiligen sich 2 oder 4 Paare von umgestalteten Genitaldrüsen.“

Überblicken wir nun die vorhandenen Tatsachen und versuchen wir, eine Vorstellung von der Kopulation bei *Arrhenurus* zu gewinnen.

Die Bedeutung des Petiolus und die Paarung bei den petiolustragenden Arten wollen wir dabei ganz außer acht lassen und uns in dieser Arbeit nur mit den anderen Untergattungen befassen. Als Beispiel wähle ich zunächst den leicht zu erbeutenden und häufigen *A. globator* (O. F. MÜLL.), über welchen ich Beobachtungen anstellen konnte, auf die wir weiter unter zurückkommen werden.

Die Unübereinstimmung der KOENIKESchen Beobachtung auf der einen mit der der anderen Forscher auf der anderen Seite ist schon oben berührt. Die entscheidende Antwort der Frage, welche Bedeutung diesen strittigen Angaben zuzumessen wäre, ob eventuell die Angabe KOENIKES nur auf einer Täuschung, einem Beobachtungsfehler beruhe, oder ob vielleicht erst in der von KOENIKE beobachteten Stellung die eigentliche Samenübertragung stattfände, war nicht leicht zu geben. Wenn die von KOENIKE beobachtete Umarmung dagegen nur ein nebensächliches, zufälliges Ereignis wäre, das mit einer Paarung nichts zu tun hätte, und die Samenübertragung also doch in der von MÜLLER, PIERSIG, mir und anderen Forschern beobachteten Stellung stattfände, dann ständen wir doch bis zur vollständigen Klärung vor einem großen Rätsel. Zwar hat THON eine eingehende Darstellung gegeben, die aber teilweise und namentlich in wesentlichen und wichtigen Punkten das Gepräge der phantastischen Spekulation an sich trägt. THON gibt nicht deutlich an, ob er das Geschilderte beobachtet hat, oder ob es sich nur um Schlußfolgerungen seiner anatomischen Studien handelt. Es ist deshalb vorläufig unmöglich, Wahrheit und Irrtum in der THONschen Schilderung voneinander zu trennen.

THON gibt z. B. an, daß der Penis dazu geeignet wäre, in die weibliche Genitalöffnung eingeführt zu werden. Stellen wir uns aber ein Männchen von *Arrhenurus globator* vor! Wie könnte der Penis von der männlichen Genitalöffnung aus, die am Rumpfe, d. h. unmittelbar vor der Anhangsbasis, gelegen ist, längs der ganzen Anhangsunterseite an die weibliche Öffnung gelangen und in diese eingeführt werden? Das würde ja eine ganz enorme Penislänge voraussetzen. Da der Penis in der Tat ungewöhnlich schwächlich entwickelt und auch sehr kurz ist, stehen wir hier einem Rätsel gegenüber. Weil bei vielen anderen Hydracarinengattungen der Samen mittels eines Beines übertragen wird, trotzdem der Penis dort weit besser entwickelt ist als bei *Arrhenurus*, verliert die THONsche Hypothese viel an Wahrscheinlichkeit; schon diese Überlegung scheint also die betreffende THONsche Angabe mit großer Wahrscheinlichkeit ins Gebiet des Phantastischen und nicht Beobachteten zu versetzen. Hiermit stehen wir aber einem zweiten Rätsel gegenüber. In welcher Weise erfolgt dann in solchem Falle die Übertragung des Spermas? Ist die Samenübertragung im Sinne THONS eine direkte, dann müssen sich natürlich die Kontrahenten im Laufe der Paarung unbedingt umdrehen, so daß sie Bauch gegen Bauch zu liegen kämen, damit der kurze Penis in die Vulva hineindringen könnte. Trotzdem KOENIKE einige Andeutungen in dieser Richtung macht, liegen sichere Beobachtungen hierüber jedoch nicht vor. Falls auf der anderen Seite eine Umdrehung nicht stattfände, dann könnte man sich die Übertragung des Samens in verschiedener Weise vorstellen. Wie schon gesagt, pflegt das

Männchen bei vielen anderen Hydracarinarten das dritte Beinpaar zu diesem Zwecke zu benutzen. Das dritte Beinpaar beim *Arrhenurus*-Männchen ist aber in keiner Weise zu diesem Zwecke besonders umgewandelt, wie es z. B. bei *Piona*, *Acercus*, *Acercopsis*, *Pionopsis*, *Pionides* und einigen verwandten Gattungen der Fall ist. Immerhin fehlt dem *Brachypoda*-Männchen eine besondere Auszeichnung des dritten Beines, das ihm dennoch als Samenüberträger dient. Übrigens ist es nur bei *Piona* stärker umgewandelt worden. Folglich könnte man sich auch bei *Arrhenurus* eine Übertragung mittels dieses Beinpaares denken. In solchem Falle wäre die Deutung des vierten Beines als Greiforgan naheliegend, denn bei allen bisher daraufhin näher untersuchten Hydracarinmännchen hat das vierte Bein eben diese Aufgabe. THON (siehe oben) sagt ja ausdrücklich, daß die vierten Beine das Weibchen während des Coitus fassen. Der bei gewissen Arten vorhandene Sporn am vierten Gliede könnte hierbei vielleicht zur Steigerung der Funktion dienen.

Noch andere Wege zur Sicherung der Samenübertragung sind aber denkbar. Ganz unmöglich wäre wohl nicht eine Überführung mittels des vierten Beines. Man könnte eventuell auch an eine Überführung seitens des Weibchens denken. Wie schon MÜLLER bemerkt hat, bewegen sich während der Kopulation die beiden hinteren Beinpaare des Weibchens unausgesetzt, während dagegen die beiden vorderen steif hinausgestreckt ruhen. Bisweilen sieht man die hinteren Beine mit dem männlichen Körper in Berührung kommen; ihre Länge paßt gerade dazu, die männliche Genitalöffnung zu erreichen, jedenfalls bei *A. globator*, bei welchem dann und wann die weiblichen Hinterbeine die männliche Genitalöffnung oder deren nächste Umgebung blitzschnell berühren. Es wäre freilich eine eigentümliche und unerwartete Methode der Samenüberführung, wenn der Samen dabei vom Weibchen selbst aufgenommen und übergeführt würde. Aber wir müssen ja alle Möglichkeiten im Auge behalten, und es sind ja übrigens schon Tiere bekannt, bei welchen das Weibchen die Übertragung besorgt, z. B. bei den Libellen.

Es wurde schon oben bemerkt, daß die Schilderung THONS und PIERSIGS von den Begattungsvorgängen der *Arrhenurus*-Arten, speziell hinsichtlich der Bedeutung des Penis und des Petiolus, schon in den Handbüchern Aufnahme gefunden hat. In der großen Arbeit von MEISENHEIMER, „Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche“, Teil I, Jena 1921, finden wir S. 303 die Angabe, daß der Petiolus „bei der Paarung neben dem Begattungsglied in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt“ werde, „wo er sich an deren mit einem starken chitinosen Wulst versehenen Rändern festhakt und so sehr wesentlich zur festen Verbindung des während der Kopula im Wasser umherschwimmenden Pärchens beiträgt“.

1. Die Begattung bei *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.).

Während meiner ersten Versuche, diese interessante Frage zu lösen, und insonderheit Beweise für oder gegen THONS Auslegung herbeizuschaffen, gelang es mir leider nicht, etwas Bedeutungsvolles zu entschleiern. Ich konnte mehrmals verschiedene Pärchen in Kopulation beobachten, auch die schon von MÜLLER festgestellte Schüttelung konnte ich bestätigen, aber leider nichts mehr, trotzdem ich meine Beobachtungen 2—4 Stunden lang verfolgte. Dabei war ich freilich in der Lage, mehreres von Interesse zu beobachten, das ich vorwiegend als ein Liebespiel aufzufassen geneigt war, so besonders die Schüttelung, aber von der Samenüberführung sah ich leider nichts. Nach mehrtägiger Anstrengung gelang es mir aber, den Milben auch dieses Geheimnis abzulauschen.

Sei es sogleich gesagt, daß die Begattung in einer Weise geschieht, die die kühnste Phantasie übertrifft und gar nichts mit den betreffenden Annahmen und Vermutungen THONS oder KOENIKES zu tun hat. Wir wollen aber die damit verbundenen Vorgänge der Reihe nach behandeln.

Setzen wir also ein Männchen und ein Weibchen von *Arrhenurus globator* in ein Schälchen mit Wasser hinein. Anfangs schwimmen die Tierchen im allgemeinen unruhig umher. Sobald sie sich beruhigt haben und in dem Falle, daß das Männchen Lust zur Begattung hat, beginnt ein interessantes Schauspiel. Sobald die Kontrahenten einander begegnen, nimmt das Männchen Bereitschaftsstellung ein, seine Bewegungen werden von nun ab mehr ruckweise und lauernd und es sucht das Weibchen festzuhalten. Falls ihm dies nicht sofort gelingen will und das Weibchen davonschwimmt, verbleibt es aber noch einige Zeit in der Bereitschaftsstellung. Diese ganz charakteristische Stellung kommt dadurch zustande, daß das Männchen seine beiden in gewöhnlicher Ruhelage gerade nach oben ausgestreckten Hinterbeine nach hinten richtet, dabei aber die beiden Endglieder nach vorn umbiegend, so daß ein scharfes Knie gebildet wird (Abb. 1). Das äußerste Ende des Knies macht dabei der Sporn des vierten Gliedes aus. Diese Stellung beibehaltend, sucht das Männchen sich unter den Bauch des Weibchens hineinzuschieben. Falls das Weibchen so sitzt, daß das Männchen seine Absicht zu Ende führen kann, sind in der nächsten Sekunde die beiden Tierchen schon fest aneinander verankert, indem sie von nun ab die charakteristische, schon von MÜLLER beobachtete Stellung einnehmen. Die definitive Verankerung, d. h. die Anlegung des Hinterendes des männlichen Schwanzanhangs an die Vulvaöffnung des Weibchens, geschieht blitzschnell und mit solcher Präzision, daß man vollkommen verduzt wird. Die Kontrahenten haften gleich sicher und schnell aneinander wie die Eisenfeilspäne am Magneten. Das Pärchen vermag sofort dahinzuschwimmen, ohne daß die Vereinigung der Gefahr ausgesetzt ist. Sogar wenn die Milben beim Klet-

tern in der Vegetation in verschiedener Richtung ringen, gibt die Vereinigung dennoch nicht nach.

In welcher Weise wird nun diese sichere Verankerung zustande gebracht? Sind die Hinterbeine des Männchens dabei, wie THON angibt, beteiligt, oder kommen die Drüsen des Schwanzanhanges zur Anwendung, oder sogar beide?

Unzweifelhaft sind beide Organe beteiligt und haben ihre Bedeutung. Es soll hier nicht versucht werden, zu entscheiden, welchem von beiden



Abb. 1. Männchen von *Arrhenurus globator* (O. F. MÜLL.) in Bereitschaftsstellung, mit über dem Schwanzanhang gekrümmten Hinterbeinen.

der größte Anteil zukomme. Sicherlich sind beide sehr wichtig, bedingen einander gegenseitig und stehen mit der höchst eigenartigen und originellen Samenübertragung bei diesen Tierchen in innigstem Zusammenhang.

Das männliche Hinterbein dient aber keineswegs als Greiforgan, und der Sporn hat in dieser Beziehung gar keine Bedeutung. Dagegen wirken die Hinterbeine im Anfang der Kopulation bei der Verankerung mit, werden aber später, während der Samenüberführung, wieder in die Höhe gerichtet und wie gewöhnlich getragen.

Wir haben schon die Bereitschaftsstellung des Männchens kurz beschrieben und erwähnt, daß in dieser Stellung auch die Verankerung geschieht. Im Moment der Festheftung tritt eine Kittmasse aus den Drüsen am Anhangshinterende des Männchens hinaus. Dieser Kittmasse allein kommt die verankernde Aufgabe zu. Offenbar vermitteln aber die Hinterbeine in einer höchst effektiven Weise die Beschmierung der anzuhaltenden Flächen mit Kittmasse. Diese Beine mit ihren beiden nach vorn und schief nach oben des weiblichen Bauches entlang gerichteten Endgliedern befinden sich während dieses Prozesses in andauernder Bewegung (Abb. 3). Die weiße Kittmasse war deutlich zu sehen und wurde mit den Hinterbeinen ausgerieben. Immer wurden dabei die Endglieder mit weißer Masse beschmiert.

Welche besondere Aufgabe kommt aber dem Hinterbeinsporn und den ihm entspringenden, oft gekräuselten, langen Borsten zu?

Ich stelle mir die Bedeutung dieser Bildungen in der folgenden Weise vor. In Bereitschaftsstellung ist das vierte Hinterbeinglied nach hinten, die fünften bis sechsten Glieder nach vorn gerichtet (Abb. 1). Der Sporn des vierten Gliedes ist nach hinten-innen gerichtet, und die Spitze des Spornes mit den Kräuselhaaren ist genau an die Stelle angebracht, wo die Abdachung des Anhangshinterendes beginnt und wo sich eine Kittdrüsenmündung befindet. Bisweilen sieht man, wie sich die Hinterbeine in zitternder Bewegung ein wenig emporheben und wie der Sporn eine klopfende Bewegung an die Drüsenöffnung ausführt, um sich dann wieder der Öffnung anzulegen. Ich vermute, daß der Sporn und die Borsten dazu dienen, die zähflüssige Sekretmasse aus der Drüsenöffnung herauszuziehen oder jedenfalls mit dieser Masse in Berührung zu treten, um zur schnellen Beschmierung der weiblichen Geschlechtsteile beizutragen. Während der Verankerung und des Hinaustrittes der Kittmasse sieht man die Hinterbeine in steter Bewegung. Die nach vorn-oben geschlagenen beiden Endglieder besitzen vielleicht auch die Aufgabe, die richtige Einstellung des Weibchens zu sichern (Abb. 3); sie können gegen den weiblichen Bauch gestemmt werden und das Weibchen im Momente der Befestigung stützen.

THON hat nur vier Drüsenpaare beobachtet, während ich sechs Paare feststellen konnte. Ein Paar Drüsenmündungen befindet sich ventral in der Nähe des Exkretionsporus (Abb. 2 b 4), ein anderes Paar weiter vorn, ebenfalls ventral, aber mehr lateralwärts sich öffnend (in der Abbildung nicht sichtbar). Dorsal an der Anhangsbasis finden wir die beiden Mündungen eines dritten Drüsenpaares (Abb. 2 a). Ganz in der Nähe des Anhangshinterendes treffen wir weitere vier Mündungen an, die des vierten und fünften Drüsenpaares (mit 2 und 3 bezeichnet). Jede dieser Mündungen ist nach außen von einem zugehörigen Haarporus begleitet. Schließlich mündet das sechste und anscheinend größte oder jedenfalls

eines der größten Paare von Drüsen etwas weiter nach vorn am Anhangsrücken dort, wo die Abdachung beginnt (mit 1 bezeichnet). Beim Anlegen des Sporns scheint dieser in erster Linie mit den Mündungen dieses letzten Paares in Berührung zu kommen. Wie ersichtlich, ist auch ein Petiolus vorhanden (Abb. 2). Ein solcher war für diese Art bis jetzt nicht festgestellt worden.

Sobald eine feste Verankerung erlangt worden ist, richten sich die Hinterbeine des Männchens wieder in die Höhe, d. h. sie nehmen die gewöhnliche Ruhestellung ein, ohne mit dem weiblichen Körper in Berührung zu kommen. Um eine direkte Verankerung mit Hilfe der Hinterbeine im Sinne THÖNS handelt es sich also bei diesen Milben keineswegs,

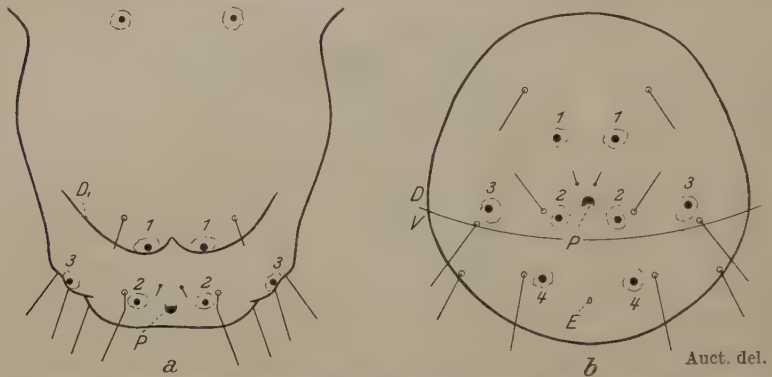


Abb. 2. Schwach schematisierte Darstellung des Schwanzanhanges beim Männchen von *Arrhenurus globator* (O. F. MÜLL.), die Mündungen der Anhangsdrüsen zeigend (schwarze Punkte). a Dorsalansicht, b Ansicht von hinten. Die Dorsalfäche D durch eine schematisch gezogene Linie von der Ventralfläche V getrennt, E Exkretionsporus, P Petiolus, D₁ Dorsalwulst des Anhangs.

aber die vierten Beine sind dennoch in anderer Hinsicht bei der Kopulation tätig, wie oben geschildert wurde, und trotzdem sie nicht als eigentliche Greifglieder dienen, kann man doch sagen, daß sie zum Ergreifen des Weibchens wesentlich beitragen.

Nachdem eine sichere Befestigung der beiden Tierchen erfolgt ist, schwimmt entweder das Pärchen einige Zeit herum, das Weibchen dabei passiv vom Männchen mitgeschleppt, oder es sucht eine feste Unterlage auf¹. Falls das Pärchen, wie es bei meinen Versuchen der Fall war, in einer flachen Glasschale (Uhrgläschen) aufbewahrt wird, fällt es leicht, es von oben her zu betrachten. Bald sieht man das Männchen, sich mit den drei vorderen Beinpaaren festhaltend und gegen die Unterlage sich stemmend, heftige Seitenbewegungen ausführen, wobei das Weibchen selbstverständlich hin und her pendelt. Diese Bewegungen werden mit enormer Kraft und Schnelligkeit ausgeführt, so daß das Weibchen von

¹ Eine Begattung kommt aber während des Schwimmens, wie MEISENHEIMER behauptet, nicht vor, wie wir später erfahren werden.

der einen Seite zur anderen gleichsam geschleudert wird; sie werden aber nicht vom Weibchen, wie es aus MÜLLERS Worten hervorzugehen scheint, sondern vom Männchen ausgeführt.

Während dieses Rüttelns schreitet das Männchen bald vorwärts, bald macht es halt, oft eine geraume Weile an derselben Stelle sitzend, dabei aber das Schütteln nicht unterbrechend.

Ich wußte anfangs nicht, wie ich diese spaßhaften, ganz gewaltsamen Bewegungen deuten sollte. Von einer Samenüberführung sah ich nichts. Der Penis wurde, soviel ich feststellen konnte, nicht hervorgestreckt, und das Männchen machte auch keinen Versuch, den Samen mittels eines Beines zu übertragen. Da ich gezwungen war, diese Untersuchungen am Nachmittag zu beginnen, mußten sie leider jedesmal ohne Resultat unterbrochen werden, denn trotzdem ich die Beobachtungen oft stundenlang fortsetzte, gelang es mir nicht weiteres festzustellen, und am nächsten Morgen war die Verbindung immer gelöst worden. Das Rätsel blieb daher vorläufig auf ungeklärt, ich neigte aber der Ansicht zu, im Betragen des Pärchens ein Liebesspiel zu erblicken und die Samenüberführung in eine darauffolgende, von mir nicht beigewohnte Periode des Paarungsaktes zu verlegen.

Schließlich gelang es mir aber, den Vorgang ganz genau zu verfolgen. Es zeigte sich dabei, daß *Arrhenurus globator* das Problem der Samenübertragung in einer ganz unerwarteten und genialen Weise gelöst hat.

Um die Begattung näher zu verfolgen, ist es notwendig, das Pärchen von der Seite her, am besten gegen dunklen Grund, zu betrachten. Nur in dieser Weise kann man den Vorgang, der bei Ansicht von oben her verschleiert ist, ganz gut betrachten.

Wenn wir also ein Pärchen von der Seite ansehen, finden wir, daß das Männchen, nachdem das Weibchen fest verankert worden ist und die männlichen Hinterbeine ihre natürliche aufgerichtete Ruhelage wieder bekommen haben, sich sofort zur Samenübertragung bereitet, indem es seine drei Vorderbeine einbiegt, so daß es die Unterlage mit seinem Körper berührt und eine hockende Stellung einnimmt (Abb. 4 links oben).



Abb. 3. Pärchen von *Arrhenurus globator* (O. F. MÜLL.) in der charakteristischen Kopulationsstellung, das Männchen an einem Zweige sitzend. Beginn des Kopulationsaktes. Männliche Hinterbeine gegen das Weibchen gestemmt. Genitalplatten punktiert.

Sodann reibt es seine Genitalöffnung gegen die Unterlage; diese Bewegung, die von der einen Seite zur anderen erfolgt, dauert nur einige Sekunden (Abb. 4 links oben). Bald sieht man das Männchen seine Beine wieder ausstrecken und sich langsam in die Höhe richten, wobei ein weißer, schmaler Faden aus der Genitalöffnung hinaustritt (Abb. 4 rechts oben). Das untere Ende des Fadens wurde bei der soeben erwähnten

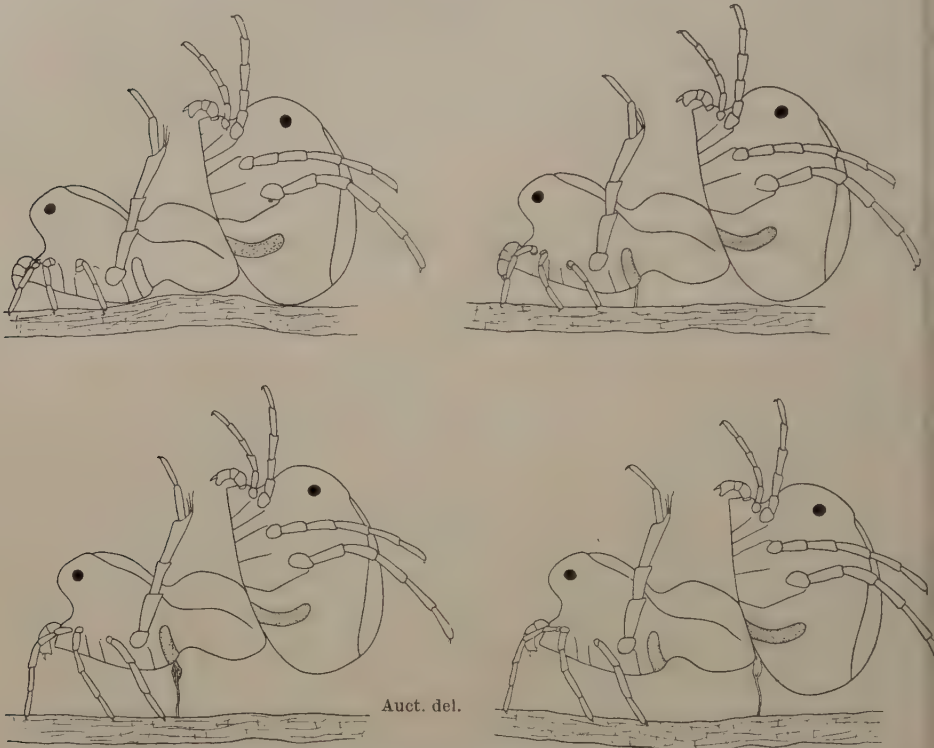


Abb. 4. Die verschiedenen Phasen der Samenübertragung bei *Arrhenurus globator* (O. F. MÜLL.). Links oben Befestigung des Spermienträgers; rechts oben Herausziehen des Spermienträgers; links unten der Spermienträger und das Spermaklumpchen sind fertig gebildet; rechts unten die Begattung.

Reibung gegen die Unterlage befestigt. Im nächsten Moment steht das Männchen auf ganz gestreckten Beinen da, und am oberen, freien Ende des Fadens erblicken wir ein Spermaklumpchen, das vom Faden plötzlich „herausgezogen“ wird, wie der Stöpsel aus einer Flasche (Abb. 4 links unten). Im nächsten Augenblick schreitet das Männchen ein bißchen vorwärts, eben so weit, daß der befruchtende „Staubfaden“ in den Winkel zwischen dem weiblichen Bauche und dem Schwanzende des Männchens geriet (Abb. 4 rechts unten). Dann fängt das energische Rütteln von Seite zu Seite an, so daß der Samen in den Raum zwischen

dem männlichen Schwanzende und dem weiblichen Bauch hineingefegt wird. Der Samen ist stark klebrig, so daß er sofort an allen Gegenständen haftet, mit welchen er in Berührung kommt. Man bekommt daher den Eindruck, daß er von der erwähnten Stelle wie aufgesaugt wird, und dank des energischen Rüttelns steht der Faden bald nackt da, des Samens beraubt. Trotzdem dauert im allgemeinen das Rütteln noch eine kurze Weile fort, bald schreitet aber das Männchen vorwärts, um einen zweiten Spermaträger festzukleben. Bis zu vier derartige Träger konnte ich beobachten, die im allgemeinen in rascher Folge abgesetzt wurden. Nach dem Absetzen des letzten folgte wie zuvor ein energisches Rütteln. Trotzdem keine weitere Spermaentleerung erfolgte, setzte sich das Rütteln dessenungeachtet weit länger als vorher fort. Dieses langwierige Rütteln war selbstverständlich mit Hinsicht auf die Samenübertragung ganz sinnlos, denn das zuletzt entleerte Sperma war ja schon längst abgefegt worden und hatte sein Ziel schon erreicht. Es handelt sich hierin wohl nur um eine Reflexbewegung.

Nachdem das Rütteln oft stundenlang gedauert hat, beginnt das Männchen eine ganz andere Bewegung auszuführen. Diese besteht darin, daß es mit seinen Hinterbeinen blitzschnelle, trommelnde Bewegungen gegen die Mund- und vordere Bauchpartie des Weibchens ausführt; sodann ruht es einen Augenblick aus, um wieder loszugehen. Der Zweck dieser Bewegung ist der, die Verbindung der beiden Milben zu lockern und aufzuheben.

Wie schon früher gesagt wurde, berührt das Weibchen bisweilen mit seinen hinteren Beinpaaren das Schwanzende des Männchens. Sofort macht das Männchen einen Ruck, wie von einem elektrischen Stoß getroffen, hört mit seinen Bewegungen auf und sitzt einen Moment ganz ruhig da.

Die Kopulation dauert $\frac{1}{2}$ —2 Stunden, bisweilen weit länger.

Ob es sich im Spermaklumpchen, wie bei *Piona*, nur um ein Spermaphorenpaket oder um freie Spermien handelt, weiß ich nicht. Wahrscheinlich ist aber das letzte der Fall. Das Sperma ist so klebrig, daß es mir nicht gelungen ist, es aus dem Wasser herauszuholen, weil es stets an der Wasseroberfläche haften blieb.

Der Stiel dagegen ist nicht klebrig und besteht aus einem Sekret, das, ins Wasser gebracht, sofort gerinnt. Wahrscheinlich wird dieses Sekret nicht vom Hodenbläschen, sondern von einer mit den Geschlechtswegen in Verbindung stehenden Drüse abgesondert. Möglicherweise könnte man an das von THON erwähnte „rätselhafte Organ“ denken, das in Hodennähe liegt; dieses Organ ist aber sehr wenig bekannt, und es ist überhaupt nicht festgestellt, ob es Drüsennatur besitzt oder einen Ausführungsgang hat, weshalb meine Hindeutung bis auf weiteres nur eine bloße Vermutung bleibt.

2. Die Begattung bei *Arrhenurus stecki* Koen.

Da mir die Feststellung besonders wünschenswert schien, inwieweit die Kopulationsverhältnisse auch in den anderen Untergattungen des Genus *Arrhenurus* ähnlich waren oder ob möglicherweise dort ganz andere Methoden praktiziert wurden, habe ich auch Arten einiger der übrigen Untergattungen untersucht, in dem Maße wie sie mir beim Verfassen dieser kleinen Arbeit zur Verfügung standen.

Bei *Arrhenurus stecki*, der der Untergattung *Truncaturus* angehört, wird die Paarung in ungefähr derselben Weise vollführt, jedoch finden wir in einigen Einzelheiten wichtige Unterschiede. Eine eingehende Darstellung dürfte daher hier am Platze sein.

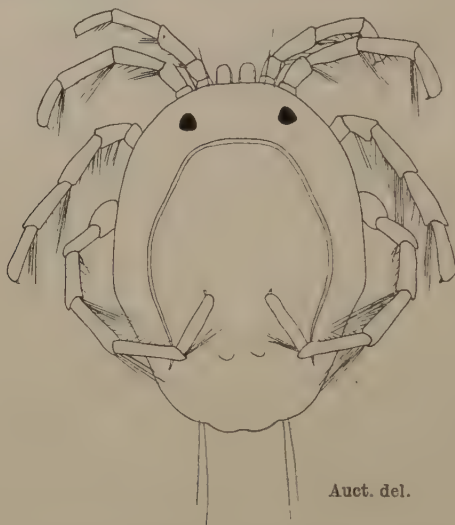


Abb. 5. Männchen von *Arrhenurus stecki* KOEN. in Bereitschaftsstellung.

Die Bereitschaftsstellung des Männchens erinnert an die der vorigen Art. Bekanntlich fehlt dem Männchen von *A. stecki* ein Hinterbeinsporn, und der Körperanhang ist auch recht kurz. In Bereitschaft werden aber die Hinterbeine in etwa derselben Lage wie bei *A. globator* nach hinten über den Rücken geschlagen und die letzten Glieder nach vorn gekrümmt. Die Beine bilden mehr als bei *A. globator* einen halbkreisförmigen Bogen (Abb. 5). In dieser Stellung sucht das Männchen sich unter das Weibchen hineinzuschieben, ganz wie bei der Vergleichsart. Dabei haften aber die beiden Milben nicht sofort fest aneinander. Überhaupt gewinnt man den Eindruck, als wäre die definitive Verankerung weit schwieriger und nicht annähernd mit derselben Präzision durchführbar. *A. stecki* dürfte auch in anderer Hinsicht eine primitivere Art sein als *A. globator*.

Die Verankerung geschieht auch hier mittels eines Drüsensekretes

das in großen Mengen abgesondert wird, sehr zähflüssig ist und in langen Fäden ausgezogen werden kann. Da, wie schon gesagt, die definitive Verankerung oft nicht sofort gelingt, sieht man die beiden Kontrahenten oft wieder auseinandergehen, wobei ihnen aber das sie verbindende Sekret große Schwierigkeiten bereitet. Dieses Sekret ist so zäh, daß das Männchen sofort an allen Gegenständen klebt, mit welchen es in Berührung kommt, möge es ein Weibchen, ein anderes Männchen oder sogar Blätter oder Zweige sein. Oft sieht man Männchen und Weibchen durch einen Faden, der etwa der Länge des einen Tierchens gleichkommt, verbunden. Falls die Verankerung an das Weibchen mißlungen ist, hat das Männchen auch große Mühe, sich vom Sekrete zu reinigen und seine Beine wieder in Ordnung zu bringen.

Die vierten Beine werden anfangs gegen das Weibchen gestemmt, um dieses zu stützen, richten sich aber bald wieder in die Höhe. Die Kopulationsstellung ist dieselbe wie bei *A. globator*. Auch die Samenübertragung geschieht in derselben Weise, nur sind die Bewegungen dabei ganz andere. Gewaltsame Schüttelungen kommen nicht vor, anstatt deren dreht sich das Männchen ruckweise dadurch, daß es abwechselnd die Beine der rechten und linken Seite streckt. Beim Strecken der rechten Beine wird selbstverständlich die rechte Körperseite etwas weiter von der Unterlage entfernt als die linke, und umgekehrt. Während dieser Bewegungen wird der Samen in den Winkel zwischen Männchen und Weibchen abgestreift, ganz wie bei *A. globator*.

Auch eine andere Bewegung wird vom Männchen bewerkstelligt. Bisweilen, vielleicht nur am Ende der Paarung, sieht man das Männchen seinen Schwanz heben, um dann mit dem Weibchen am Ende energische Hammerschläge gegen die Unterlage auszuführen. Die Bewegung dauert einige Sekunden und wird blitzschnell ausgeführt, dann folgt eine Pause und die Bewegung fängt wieder an. Entweder handelt es sich hierin um ein Liebesspiel oder, was mir wahrscheinlicher dünkt (vgl. unten unter der folgenden Art), die Bewegungen bezwecken die Verbindung der Geschlechter zu lösen.

Bis zu drei Spermaergüsse wurden beobachtet, und die Paarung dauerte $\frac{1}{2}$ —1 Stunde. Das Weibchen führt im allgemeinen mit allen vier Beinpaaren schnelle Schwimmbewegungen aus, wobei das Pärchen in Zittern kommt. Mit seinen Hinterbeinen kommt das Weibchen oft mit dem Körper des Männchens in Berührung, ohne daß dieses in irgendeiner Weise auf die Bewegung reagiert.

3. Beobachtungen an *Arrhenurus forpicatus* Neum.

Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir, ein Pärchen in Paarung zu beobachten. Besonderer Ursachen wegen fand eine Samenübertragung aber nicht statt.

Die Bewegungen dieser Art sind weit rascher als bei den beiden schon besprochenen. Beide Geschlechter durchqueren in eiligem Schwimmen das Zuchtgefäß. Männchen und Weibchen begegnen einander öfters und meistens ganz unerwartet, heftig aneinander stoßend. Dabei ergreifen sie einander gegenseitig mit den Beinen und Palpen, Bauch gegen Bauch orientiert. Es wird also keine Bereitschaftsstellung eingenommen, und es bleibt auch gar keine Zeit dafür übrig, da die Geschlechter ganz plötzlich und unvermittelt einander begegnen. Nachdem sie einander ergriffen haben, sucht sich das Männchen, oft erst nach Verlauf mehrerer Minuten, umzudrehen, so daß es im Verhältnis zum Weibchen dieselbe Lage einnehme wie bei den früher geschilderten Arten. Mit seinen Hinterbeinen sucht es das Weibchen in die richtige Lage zu orientieren.

Es gelang mir diese Paarungsstellung nur einmal zu beobachten, und eine Samenüberführung wurde dabei nicht bewerkstelligt. Die Ursache hierzu war offenbar in einer unrichtigen, etwas schiefen und zu hohen Orientierung des Weibchens zu suchen, weshalb die Bemühungen des Männchens bald nur darauf hinzielten, die Verbindung wieder aufzuheben. Energetische „Hammerschläge“, wie bei *Arrhenurus stecki*, setzten daher sofort ein. Das Männchen zeigte große Nervosität und machte während des Sitzens schnelle Schwimmbewegungen mit dem dritten Beinpaare. Mit dem vierten suchte es das Weibchen zu entfernen, sie gegen den Bauch des Weibchens andrückend.

Die Spermaübertragung dürfte, nach der ganz übereinstimmenden Paarungsstellung zu urteilen, in derselben Weise geschehen wie bei *A. globator* und *A. stecki*. Das Loch am Anhangshinterende ist mit Hinsicht auf die Erlangung der Paarungsstellung oder die Begattung ganz sicher ohne Bedeutung. Auch dem eigentümlich ausgebildeten, aber kaum abstehenden Petiolus dürfte kaum größere Bedeutung zugeschrieben werden können. Die Petiolusgegend wird mit Kittmasse vollkommen eingehüllt, und der Petiolus mit seinen seitlich hervorstehenden Haken (vgl. LUNDBLAD 1929, Fig. 24) kann eventuell zum besseren Festhängen der Geschlechter dienen, aber dieses Festhängen wäre sicherlich ungefähr ebenso gut auch ohne diesen Petiolusbau möglich, finden wir doch beim nahe verwandten *Arrhenurus perforatus* GEORGE einen weit einfacheren Petiolus (vgl. LUNDBLAD l. c., Fig. 23), was ja auch bei *Arrhenurus globator* und vielen anderen Arten der Fall ist.

4. Einige allgemeine Bemerkungen über die Paarung der Gattung *Arrhenurus*.

Wir haben gefunden, daß die Paarung (Begattung) bei allen *Arrhenurus*-Arten, soweit bekannt, in derselben Weise stattfindet, und daß auch die Paarungsstellung dieselbe ist. Freilich konnte ich selbst nur die Untergattungen *Truncaturus (stecki)*, *Megaluracarus (globator)* und

Micruracarus (forpicatus) untersuchen, aber nach den Angaben anderer Forscher soll die Stellung — und, wie ich vermute, daher auch die Begattung — bei *Arrhenurus* s. str. dieselbe sein.

Bei der primitivsten Untergattung, *Truncaturus*, sind die Geschlechter äußerlich nur noch wenig verschieden. Das Hinterende des Männchens ist nur schwach ausgezogen, beginnt aber sich zu verlängern. Besondere Höcker oder winklige Eckfortsätze sind nicht vorhanden, und das Männchen hat noch in der Hauptsache die primitive Gestalt des Weibchens beibehalten. Jedoch sind, wie ich gefunden habe, wenigstens bei einigen Arten, die ersten Ansätze eines Petiolus schon vorhanden. Bei *A. stecki* konnte ich nämlich einen ganz winzigen Höcker nachweisen: das Homologon des Petiolus.

Man könnte möglicherweise bei den zu dieser primitiveren Untergattung gehörenden Arten eine andere und einfachere Kopulationsweise erwarten; sie ist aber ganz übereinstimmend. Es ist also wahrscheinlich, daß diese Paarungsweise schon bei den nächsten Vorfahren der großen Gattung *Arrhenurus* praktiziert wurde, schon ehe die heutigen Untergattungen sich herausdifferenziert hatten. Schon damals wurde das Weibchen mittels eines Sekretes dem Schwanzende des Männchens angeklebt. Die Entwicklung betrat später zwei verschiedene Hauptwege. In beiden Fällen wurden die Kittdrüsen weiter entwickelt, was eine Vergrößerung des männlichen Schwanzendes zur Folge hatte. Entweder wurde dieses Ende dabei mehr oder weniger einheitlich verlängert und der Petiolus nicht weiter oder nur relativ schwach entwickelt (*Megaluracarus*, *Micruracarus*), oder der Petiolus wurde stark vergrößert und außerdem Anhangshörner, Rückenhöcker oder beide ausgebildet (*Arrhenurus* s. str.). Der Sinn aller dieser Bildungen ist offenbar der, die zuverlässige Verbindung der beiden Geschlechter während des eigenartigen Paarungsaktes zu sichern. Aber wenn man sich des Aussehens gewisser *Arrhenurus*-Arten erinnert, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, daß die Entwicklung in einigen Fällen schon übers Ziel hinausgeschossen ist, indem exzessive Organe entstanden sind. Da es sich in denselben um mit der Paarung in Zusammenhang stehende Verankerungsorgane handelt, so können sie selbstverständlich nicht direkt schädlich sein, denn in solchem Falle wäre die Art wohl schon ausgestorben. Es fällt aber schwer, z. B. im enorm verlängerten Petiolus des *Arrhenurus berlinensis* PROTZ ein besseres Verankerungsorgan zu erblicken als in den allgemeiner vorkommenden Petiolustypen, und die Paarung wäre wohl ebensogut ohne solch enen riesigen Petiolus ausführbar.

Literatur.

Koenike, F. (1881): Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden-Gattung *Midea* Bruzelius. Z. wiss. Zool. **35**. — (1901): Zur Kenntnis der Gattungen *Arrhenurus* und *Eylais*. Zool. Anz. **24**. — **Lundblad, O.** (1929): Die Hydracariniden des Sees Tåkern. Sjön Tåkerns Fauna och Flora **5**. Stockholm. — (1929 a): Einiges über die Kopulation bei *Aturus scaber* und *Midea orbiculata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**. Berlin. — **Meisenheimer, J.** (1921): Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche **1**. Jena. — **Müller, O. F.** (1780): Mémoire sur un nouveau genre des insectes aquatiques. Mémoires de Mathém. et de Physique, Présentés à l'Académie **8**. Paris. — (1781): Hydrachnae, quas in aquis daniae palustribus etc. Lipsiae. — **Piersig, R.** (1897—1900): Deutschlands Hydrachniden. Zoologica, H. **22**. — **Thon, K.** (1900): Über die Copulations-Organen der Hydrachniden-Gattung *Arrhenurus* Dugès. Verh. dtsch. zool. Ges.

PERSÖNLICHE ERWIDERUNG AUF WETZEL'S
KRITIK AN MEINER BEARBEITUNG DER GATTUNG *METOPUS*
(INFUSORIA HETEROTRICA).

Von

ALFRED KAHL

(Hamburg).

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Juni 1929.)

In seiner Arbeit „Der Faulschlamm und seine ziliaten Leitformen“ (diese Zeitschr. 13, 179—328) hat WETZEL es für nötig befunden, meine Bearbeitung des Genus *Metopus* einer vernichtenden Kritik zu unterziehen: Von den von mir vertretenen 52 Arten und Varietäten sind nach WETZEL (S. 226) nur 8 „genügend erforschte Formen“. Die anderen „lassen sich gegeneinander und gegen die oben angeführten sicheren Arten nicht scharf abgrenzen“.

Wenn ich auch auf lebhafte Zweifel an der Richtigkeit meiner Bearbeitung gefaßt sein mußte, da sie ja eine Gattung betraf, die bisher nur in ganz wenigen Arten oder gar nur in einer Art anerkannt war, so hat mich doch die Kritik WETZELS und besonders seine Beweisführung außerordentlich befremdet. Ich darf sie im Interesse der Sache nicht unwiderlegt lassen.

Ich hatte in einer sehr eingehenden Arbeit versucht, das Grundsätzliche einer solchen Kritik zu erfassen und ihre Gefahr für den Fortschritt der systematischen Infusorienkunde zu erweisen. Ich bedaure, daß es mir bei zwei zoologischen Zeitschriften nicht gelungen ist, das betreffende Manuskript zur Veröffentlichung zu bringen, und daß ich daher gezwungen bin, auf einigen Druckseiten, die mir von der Leitung dieser Zeitschrift dafür zur Verfügung gestellt worden sind, das Nötigste zu sagen. Daß wegen der daraus entspringenden Kürze manches schärfer, gleichsam persönlicher erscheinen wird, daß manches Wesentliche gar nicht gesagt oder nur angedeutet werden kann, bitte ich also, nicht mir zur Last zu legen; es war durchaus meine Absicht, diese Frage möglichst sachlich und zugleich gründlich zu erledigen.

Von den 44 von WETZEL als nicht abgrenzbar bezeichneten Formen der Gattung *Metopus* unterzieht er nur 14 einer scheinbar genauen Kritik, die anderen 30 werden in Bausch und Bogen abgetan. Und das mit Recht, wenn der Beweis bei den anderen 14 als gelungen betrachtet werden kann. Dieser Beweis müßte dann meines Erachtens *unbedingt* auf alle meine anderen Arten und sogar auf alle meine anderen Feststellungen morphologischer und systematischer Art als sämtliche Ergebnisse annullierend ausgedehnt werden.

WETZEL wählt als Beweismittel die sehr überzeugend wirkende Form der Vergleichstabellen. Über jeder Tabelle sind die betreffenden Arten (2—5) als nicht abgrenzbar bezeichnet und die Tabellen dienen dann als Beweis dieser Behauptung. Mit Hilfe dieser Tabellen beweist also WETZEL, indem er es dem Leser im übrigen überläßt, die Vollständigkeit oder Richtigkeit dieser Tabellen zu untersuchen, daß Arten nicht voneinander abgrenzbar seien, die nach meiner Angabe

„stets schon bei $60 \times$ Vergr.“, ich füge jetzt hinzu: „sogar von einem Anfänger“ bestimmt werden können. Wie ist ein so großer Unterschied in der Auffassung zu erklären? Ich werde dem Leser die Mühe abnehmen, die vier Tabellen WETZELs genau zu untersuchen:

Tabelle 1, S. 217: Es ist bezeichnend, daß WETZEL bei *Metopus mirabilis* aus dem „kleinen starren Plasmaschnabel“, der auf vier Zeichnungen deutlich als $1/10$

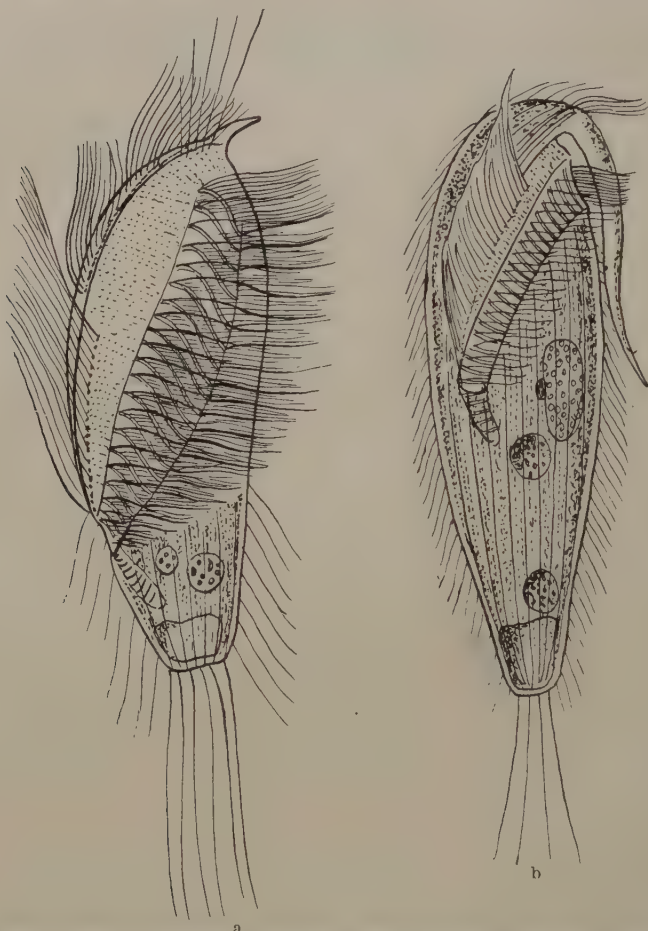


Abb. 1. a *Metopus mirabilis*, kürzlich nach einem besonders schönen Exemplar gezeichnet, zeigt eine Abweichung von den früheren Zeichnungen, indem das Oralende der Zone auf die rechte Seite übergreift, was vielleicht für voll ausgewachsene Individuen typisch ist. b *Metopus vexilliger*, gez. im Winter 1928/29.

körperlang gezeichnet ist, einen „Rüssel“ von „etwa $1/6$ Körperlänge“ macht, wobei durchaus nicht erwähnt wird, daß dieser „Rüssel“ bei *Metopus vexilliger* PÉN. weich, „très mobile“, „un long appendice en queue de souris“ ist. Ich habe, wohl etwas beeinflusst durch PÉNARD, die Länge mit nur $1/4 - 1/3$ angegeben. In Wirklichkeit ist das noch zu gering, man darf $1/3 - 1/2$ dafür einsetzen, wie auch meine Zeichnung andeutet. Ferner hat WETZEL ein sehr auffallendes Kriterium des

Metopus mirabilis einfach fortgelassen: „Der Nebenstreifen ist in eine nach links und ventral ausgehöhlte flache Schaufel verwandelt, die an ihrem Rande die überaus stark entwickelte Randzone trägt.“

Daß die Membranellen bei *Metopus vexilliger* viel breiter sind und sigmoid inserieren, wird nicht erwähnt. Man findet jedoch in WETZELS Tabelle, daß das Ektoplasma ganz verschieden ist (gelblich — hyalin). Daß die Bewimperung abweicht, daß die undulierende Membran, die Länge des Peristoms bedeutend verschieden sind, ist bei WETZEL erwähnt.

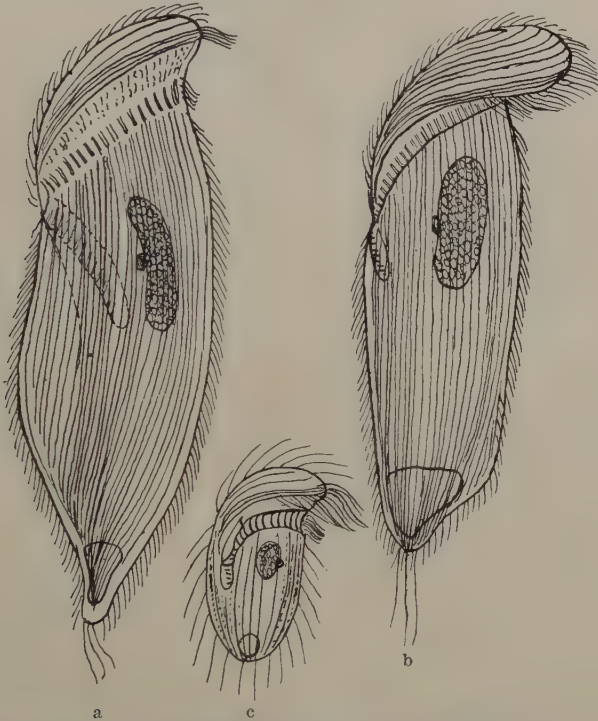


Abb. 2. a *Metopus fuscus*, nach fixiertem Exemplar mit dem ABBÉ gez.; zeigt deutliche Übereinstimmung mit WETZELS Abb. 21b, die er irrtümlich mit *M. propagatus* bezeichnet. b *Met. fuscus*, nach dem Leben gez., ein Exemplar mit abnorm gestaltetem Hinterende, das sonst breit gerundet, oft fast abgestutzt erscheint. c *Met. barbatus*, im normalen Größenverhältnis zu *fuscus* gezeichnet.

Schon die in WETZELS Tabelle erwähnten Differenzen hätten völlig genügt zur Abgrenzung; aber warum unterläßt er die Angabe über die auffallendsten Unterschiede, die in meiner Darstellung und Zeichnung mit aller Deutlichkeit und wiederholt hervorgehoben sind?

Es könnte eigentlich diese Kritik der ersten Tabelle ausreichen um alle anderen drei zugleich zu erledigen; aber ich will auch hier dem Leser die Mühe abnehmen, aus der Menge der zum Teil ganz unnötig aufgezählten Kriterien die herauszusuchen, die für die Abgrenzung genügen, oder wenn nötig dieselben aus meiner Arbeit zu ergänzen:

Tabelle 2. Sie hat auf mich ebenso überraschend gewirkt. *Metopus fuscus*, *barbatus*, *ovalis*, *pulcher* sollen nicht abgrenzbar sein. Ich gebe statt WETZELS

Tabelle eine kurze Bestimmungstafel, die zeigt, wie leicht die Abgrenzung dieser vier in der Tat nahe verwandten Formen ist:

- 1 (2) Kleine hyaline (Zwerg)form von 40—50 μ , mit langen lockeren, etwas spreizbaren Wimpern und auffallend starker Randwimperzone. Wimpern des Hinterrandes wenig verlängert *M. barbatus*.
- 2 (1) Größere Formen (100—250 μ) mit bräunlichem Ectoplasma 3.
- 3 (6) Peristom bis etwa zur Körpermitte reichend 4.
- 4 (5) Große Form (180—250 μ) mit enger Streifung (2 μ) und kurzer, dichter Bewimperung. Ectoplasma meistens recht dunkel. Vorn stets ohne Körnerhaufen *M. fuscus*.
- 5 (4) Mitttelgroße Form von 100—150 μ , mit weiter Streifung (3,5 μ) und nicht auffallend dichter Bewimperung. Vorn mit Körnerhaufen . . . *M. ovalis*.
- 6 (3) Peristom bis nahe an die kontr. Vak. reichend, entweder ganz ventral verlaufend, oder hinten um die rechte Seite tordiert *M. pulcher*.

Ich hätte dieser Tabelle noch eine ganze Reihe von Kriterien einfügen können, aber sie genügt in dieser Kürze völlig. Wie kommt WETZEL z. B. dazu, bei *M. barbatus* in Anmerkung hinzuzufügen, daß er diese Art statt mit 40—50 μ mit 150 μ beobachtet habe. Dabei zeigt sich auf S. 224, daß er ein in jeder Hinsicht ganz abweichendes Infusor beobachtet hat; es ist nämlich *M. fuscus*, von dem WETZEL angibt, daß er ihn nicht gesehen habe. WETZEL hat also tatsächlich *M. barbatus* und *fuscus* nicht voneinander abgrenzen können. Es wird noch kurz untersucht werden, ob das meine Schuld sei oder worauf das etwa zurückzuführen ist.

Tabelle 3, S. 219. *M. propagatus*, *spinosus*, *bac. v. caud.*, *v. striat.*, *v. dent.* WETZEL hält die Eigentümlichkeit, daß hier mehrere Arten einen Schwanzfortsatz aufweisen, für ausreichend, ihre Abgrenzbarkeit zu bestreiten: sie sind „zum Teil sehr ähnlich“.

Daß die drei letzten überhaupt einem ganz anderen Typ angehören, spielt gar keine Rolle; ich ziehe sie der Kürze wegen hier nicht weiter in Betracht; es genügt, den Vergleich der ersten beiden Arten zu betrachten.

Ganz so wie es bei *M. vexilliger* und *mirabilis* genügt, die Abgrenzung zu bestreiten, weil sie beide einen *Frontalfortsatz* zeigen, welcher Art ist ganz gleichgültig, so genügt hier die Tatsache, daß beide (*propagatus* und *spinosus*) einen *Caudalfortsatz* zeigen. Daß diese beiden Fortsätze ganz verschieden sind, daß ferner die beiden Arten in Größe, Art des Ectoplasmas, Bewimperung, Kielbildung beim Ansatz des Schwanzstachels ganz verschieden sind und auch nicht die geringste Verwechselung möglich machen, kann man zum größten Teil auch aus WETZELS Tabelle ablesen; es wird nur verdeckt durch die große Zahl der unnötigen, weil übereinstimmenden Kriterien.

Warum überträgt WETZEL diesen Grundsatz nicht auch auf die Gattung *Caenomorphia*, in der er eine ganze Reihe von unter sich weit ähnlicheren Arten aufstellt? Sie haben doch alle einen Schwanzfortsatz.

Tabelle 4, S. 220. *Metopus laminarius*, *latus*, *rostratus*. Auch hier genügt es WETZEL, die Abgrenzbarkeit zu bezweifeln, weil die drei Arten in einer Besonderheit übereinstimmen; es ist die plattenförmige Gestaltung, des rechts und frontal von der Zone liegenden Körperabschnittes. Wie aber die weitere Ausgestaltung dieser Besonderheit sich auswirkt, das interessiert WETZEL ebensowenig wie die auffallenden Unterschiede im übrigen. Dabei hat WETZEL meinen *M. laminarius* selber beobachtet und sagt „Die Tiere entsprachen den Angaben KAHLS“ (für die kleine Korrektur WETZELS bin ich aufrichtig dankbar: Die Bewimperung des *M. laminarius* ist sehr zart und durchsichtig; daher stammt die Unstimmigkeit

in meinen Angaben, die ich auch schon bemerkt hatte. Die Cilien sind etwa $12\ \mu$ lang und stehen in $2\ \mu$ Entfernung).

Ich will mit Bezug auf diese drei Arten nur die Gestaltung ihres präperistomalen Körperabschnittes auseinandersetzen, die allein zur Unterscheidung genügt. Weitere Unterschiede mag man aus den drei hier beigelegten Abbildungen ersehen, die im normalen Größenverhältnis gezeichnet sind.

1. *M. laminarius*: Frontalplatte gegen den Rumpf stark verschmälert, weit nach vorn vorgestreckt und ganz frontal ein schmales Stück nach links-ventral umgebogen, beim Schwimmen schraubig verdreht.



Abb. 3. a *Metopus propagatus*, gez. im Winter 1928/29. b *Met. spinosus*, gez. im Winter 1928/29. c *Met. caudatus* PÉN., nach PÉNARD. Diese Art steht *spinosus* nahe, kann aber wegen der Abweichung in Gestalt und Bewimperung nicht damit identifiziert werden. Der Kiel beim Schwanzansatz könnte übersehen worden sein.

2. *M. rostratus*: Frontalplatte schon vom Peristomgrund ab links-ventral übergebogen und daher über das distale Ende der Zone scharf schnabelartig nach links vorspringend.

3. *M. latus*: Frontalplatte rechts der Zone breit ansteigend („nach links steil aufgebogen“) und vorn breit und flach schaufelförmig.

Ich möchte wohl wissen, wie WETZEL sich in meiner Lage verhalten hätte. Ich hatte 1926 *M. rostratus* in einer ziemlich zahlreichen Population beobachtet und beschrieben, auch erwähnt, daß sich noch kleinere Degenerationsformen von nur $40\ \mu$ gegen die typischen $80\ \mu$ zeigten. Sollte ich nun den großen *M. lamina-*

rius (200 μ), den ich 1927 studierte und beschrieb, etwa als eine Modifikation von *rostratus* betrachten. Aber WETZEL bezweifelt ja gar nicht die Existenz meiner Arten, sondern will nur meine Unfähigkeit beweisen, diese Arten gegeneinander

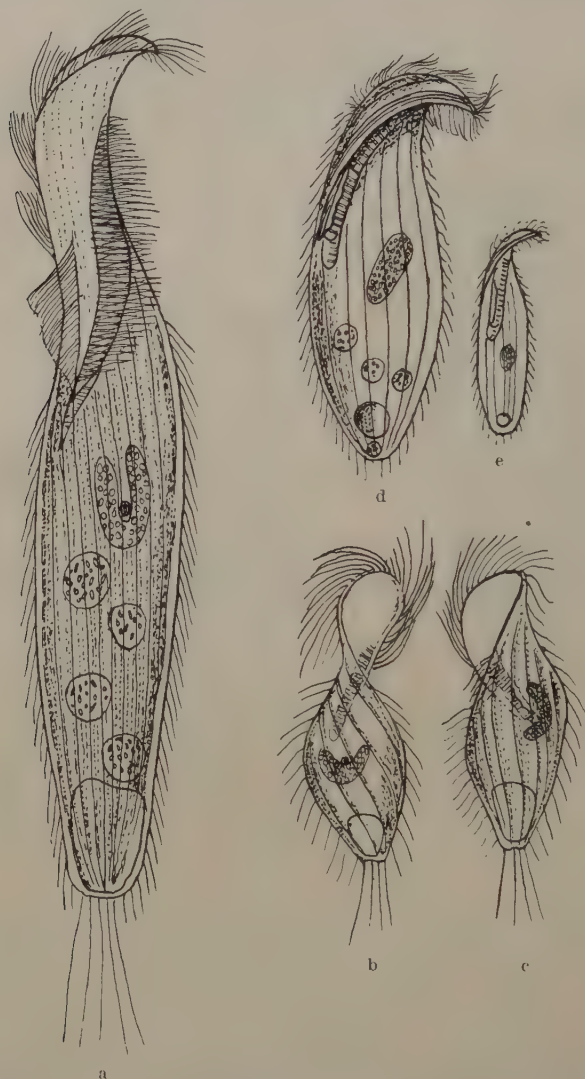


Abb. 4. a *Metopus laminarius*, neuere Zeichnung. b und c *Met. latus*. d und e *Met. rostratus* (e degenerierte Form).

abzugrenzen. Ich muß aber noch einmal betonen, daß wirklich keine ungewöhnliche Beobachtungs- und Darstellungsgabe erforderlich ist, um etwa einen *M. laminarius* von einem *M. latus* zu unterscheiden und daß ich es der späteren Forschung überlasse, zu entscheiden, ob meine Fähigkeit dazu ausreicht hat.

Hiermit beschließe ich die Hauptaufgabe dieser Kritik einer Kritik; ich bin gern erbötig, sie weiter fortzusetzen. Ich wende mich jetzt zu einer kurzen Besprechung der von WETZEL erwähnten und gezeichneten *Metopus*-Formen:

1. *M. mucicola* (S. 221) entspricht sicher nicht meiner Art; ich habe ausdrücklich erwähnt, daß in der Zone nur fünf freie Membranellen stehen; auch die nur halb so große (beständige) Körperlänge unterscheidet meine Art deutlich von der WETZELS.

2. *M. bothrostoma* (S. 222) ist sicher nicht die von mir dargestellte und entspricht auch nicht dem von STOKES zuerst beschriebenen *Bothrostoma undulans*. Es fehlen die ganz auffallenden langen Schwanzwimpern, die STOKES ein wenig zu auffallend gezeichnet hat, ich dagegen zu kurz und in zu geringer Zahl angedeutet habe. Aber auch außerdem sind die sehr hohen Membranellen und die undulierende Membran, die doppelt so hoch ist als bei der Form WETZELS, ein sicheres Kennzeichen. Die Streifung von *M. bothrostoma* ist bedeutend enger.

3. *M. sigmoides* „atypische Formen“, S. 223. Beide Abbildungen stellen meines Erachtens zwei verschiedene und durch die Fixierung verschieden beeinflusste Exemplare von *M. fuscus* KAHL vor. Diese Art erkennt WETZEL an, ohne sie seiner Meinung nach gesehen zu haben. In Wirklichkeit zeichnet er vier Abbildungen dieser Art, nämlich außer den beiden schon erwähnten auch noch die als *M. barbatus* und *M. propagatus* bezeichneten. Alle vier sind mit fast unbedingter Sicherheit als *M. fuscus* anzusprechen und geben nur verschiedene, durch die Fixierung und bei „*M. propagatus*“ durch die seitliche Lage veränderte Bilder.

Wie WETZEL zu der Ansicht kommt, es könne sich um meinen *M. propagatus* handeln („entspricht ziemlich genau“), ist mir ganz unerfindlich.

M. caducus entspricht vielleicht wirklich meiner Form. Es stört mich nur die sehr schmale Zone, die mehr an *M. intercedens* erinnert. Auch hier gibt das Bild des fixierten Tieres keine sichere Handhabe zur Bestimmung, die beim lebenden Individuum schon bei 60 × Vergrößerung möglich ist, weil *caducus* eine dornartig starr erscheinende Wimpergruppe an der linken Ecke des Hinterendes hat, während *intercedens* sehr zarte, verstreute, bei 60 × Vergrößerung nicht erkennbare Schwanzwimpern besitzt.

Man erkennt schon aus dieser kurzen Besprechung, daß bei WETZELS Untersuchungen ein wesentliches Moment die Bestimmung erschwerte oder unmöglich machte. WETZEL zeichnet und studiert ein Infusor erst, wenn es fixiert ist, während meine Darstellungen ausschließlich auf die Beobachtung des lebenden Infusors zurückgehen. Ferner glaubt WETZEL, sich den ganz bestimmten Angaben des Autors KAHL gegenüber zu den weitgehendsten Zweifeln berechtigt. Er hätte sonst die soeben behandelten Formen nicht in dem Maße falsch bestimmen können; er hätte auch nicht aus seinen von mir oben behandelten vier Tabellen so überraschende Ergebnisse gewinnen können.

Ich habe schon oben erwähnt, daß ich solchen Zweifel durchaus als berechtigt anerkenne; ich habe das auch schon früher ausgesprochen (KAHL, Oldesloer Ciliaten, Arch. f. Hydrobiol. 19, 53). Aber eine so subjektive Auswirkung dieses Mißtrauens, wie ich sie bei WETZEL finde, habe ich nicht erwartet. Ich fragte mich natürlich, welche Gründe diesen Autor dazu bewogen haben und verglich seine eigene Darstellungsweise mit der meinigen.

Die Vorteile, welche die Beobachtung der fixierten Infusorien und ihre mehr objektive Zeichnung mittels des Zeichenapparates bieten, sind ja unverkennbar; sie waren mir natürlich auch schon vor WETZELS Arbeit bekannt. Daß ich aber trotzdem unbedingt bei meiner Untersuchung des lebenden Infusors beharre, beruht darauf, daß ich sie für den Ausbau der deskriptiven Infusorienkunde für

unumgänglich halte; ihre Nachteile, besonders die größere Gefahr der Subjektivität, überhaupt geringer einschätze als die Nachteile der WETZELSchen Methode. Weiteres darüber würde hier zu weit führen.

Ferner gebe ich gerne zu, daß WETZELS Zeichnungen den meinigen an äußerer Schönheit sicher überlegen sind; vielleicht ist das ästhetische Mißbehagen, das ihm meine Zeichnungen eingefloßt haben, eine Teilursache seiner Einstellung mir gegenüber.

Endlich sind die Tabellen von Maßen am Schluß jeder Darstellung eine wünschenswerte Ergänzung. Ich selber bin durchaus kein Verächter des Mikrometers, was man an meinen Arbeiten nachprüfen mag, habe aber die nötigen Maße nur im Text angegeben und mich im übrigen mit einer möglichst genauen zeichnerischen Darstellung der Größenverhältnisse begnügt.

Ich bitte, mir die folgenden Ausführungen, die ich hier nur kurz andeutungsweise geben kann, nicht als kleinlichen Vergeltungsakt anzurechnen. Sie sollen zeigen, daß die Darstellung und Beobachtung WETZELS ihm nicht die Ursache geben konnten, ein Gefühl so hoher Überlegenheit zu gewinnen, als daß er daraus die Berechtigung zu einer so diskreditierenden Kritik ableiten konnte. Alle Infusorienforschung wird Mängel und Fehler aufweisen; selbst die hervorragendsten Forscher sind durchaus nicht frei davon; das liegt in der Schwierigkeit des Gebietes begründet. Es ist Sache der gegenseitigen objektiven Kritik, im Laufe der Zeit diese Fehler auszumerzen.

So möge meine Kritik der Darstellung WETZELS als zu diesem Ziele strebend aufgefaßt werden und zugleich den Nachweis liefern, daß auch die scheinbar mehr objektive Methode der Untersuchung (Fixierung, ABBÉ) nicht vor wesentlichen Irrtümern schützt, sondern eher im Gegenteil als deren Ursache betrachtet werden kann.

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich mit dieser Kritik WETZELS ein etwas gefährliches Unternehmen wage; aber ich bin bereit, die Kritik WETZELS an meiner Arbeit als voll berechtigt anzuerkennen, wenn man mir im folgenden auch nur einen Fehler mit Bezug auf morphologische Angaben nachweist. Es handelt sich natürlich nicht um eine Nachprüfung, die ein ungeübter Anfänger etwa mit dem Trockensystem ausführen könnte. Aber mit dem $\frac{1}{12}$ homogenen System kann ein geübter Beobachter die folgenden Einwendungen gegen WETZELS Ergebnisse ohne Schwierigkeit, am vorsichtig festgelegten, *lebenden, nicht fixierten* Infusor nachprüfen.

1. Zur Morphologie der *Caenomorphen*: Die Dorsalwimpern der *Caenomorphen* sind zu Cirren vereinigt. Auch bei *C. uniserialis* sind es Cirren, nur von schwächerer Art als bei den anderen Arten. Sie lösen sich bei der Fixierung, auch schon beim Festlegen auf. Vergleiche auch LEVANDER.

Die Membranellenzone aller *Caenomorphen* besteht nicht aus zweireihigen, sondern vierreihigen Membranellen; ich habe das auch erst bei ad hoc ausgeführten Untersuchungen erkannt.

Die Rippen zwischen den Membranellen sind bei *C. uniserialis* besonders aboral sehr deutlich.

Die undulierende Membran ist bei allen *Caenomorphen* so, wie WETZEL sie nur bei *C. aculeata* festgestellt hat (von mir noch einmal bei fünf Arten ad hoc nachgeprüft). Sie inseriert vom Eingang des Mundtrichters je nach Größe der Art 20—40 μ an der Innenseite des Glockensaums entlang. Niemals inseriert sie längs der Innenwand des Mundtrichters, wie WETZEL es zeichnet; aber stets zweigt von der äußeren Membran noch ein nach innen schlagender Teil ab, der aber in Wimpern aufgelöst ist. Dieser endorale Teil der Membran inseriert um den halben Umfang des Einganges herum (nicht leicht erkennbar).

Die von WETZEL als typische Figur (Abb. 23) für *C. uniserialis* gebotene schöne Zeichnung ist leider ganz verfehlt. Es sind Konturen der Unter- und Oberfläche durcheinander gekommen (Folge der Fixierung und Pressung).

Die von mir entdeckten ectoplasmatischen Körnerreihen sind von WETZEL gut in Abb. 27 und 28 illustriert. Die Erörterungen, die WETZEL daran knüpft, sind ganz irrtümlich; es handelt sich nicht um „Basalkörnerreihen“, sondern um die subpelliculare Körnung, die bei allen *Heterotrichen* vorhanden ist und über die ich mich schon bei der Gattung *Metopus* ausreichend ausgesprochen hatte (KAHL, S. 127). Hätte WETZEL das mehr beachtet, so hätte er meine kurze Erwähnung S. 169 wohl nicht so sehr als „wenig bestimmte Ausdrücke“ empfunden und wäre überdies vor einer irrtümlichen Auffassung bewahrt geblieben.

Die Konjugationsbilder, die WETZEL gibt, sind durch Fixierung und Pressung sehr verzerrt.

Die stärkere Torsion bei einigen Formen ($1\frac{1}{2}$ Umgang) hat keinen diagnostischen Wert; sie schwankt auch bei einigen *Metopus*-Arten, mag aber zum Teil auf eine gewisse Einrollung infolge der Fixierung zurückzuführen sein.

2. Zur Systematik der Gattung *Caenomorpha*: *Caenomorpha parva* WETZEL ist sicher identisch mit *C. lauterborni* KAHL. Ich habe im Text ausdrücklich betont, daß die Spiralleiste „leicht übersehen werden“ kann. Daß WETZEL hier trotzdem eine neue Art nur durch das Fehlen dieser Leiste begründet, widerspricht völlig seinem Standpunkt, den er in der Anmerkung S. 215 und 216 vertritt: „Daß ein jeder, der einen beliebigen Tümpel auf Protozoen untersucht, unter den aufgefundenen Formen solche finden wird, die in diesem oder jenem Punkte von den vorhandenen Zeichnungen abweichen, und die er dann als ‚neu‘ beschreiben kann, wenn ihm daran gelegen ist“.

WETZELS Abbildungen zu dieser Art zeigen deutlich das Merkmal der Quellung, vor der ich warnte und der Verlauf der Leiste ist nur in Abb. 37 a noch schwach angedeutet.

Mit Bezug auf die anderen Arten, die WETZEL aufstellt, enthalte ich mich der Kürze wegen einer Kritik. Sie gehen sicher nicht über das Maß der Differenzierung und Abgrenzbarkeit hinaus, das ich bei den *Metopus*-Arten angelegt habe. Die typische Zeichnung zu *C. steini* (Abb. 26) ist sicher verfehlt. Unter den sogenannten Ventraldornen sind vd_1 und vd_2 nur die optischen Längsschnitte zweier Spiralleisten. Daß vd_2 nicht derselben Leiste angehören kann wie vd_1 (wie WETZEL annimmt) kann man leicht nachprüfen, wenn man das Infusor nach der Zeichnung zu modellieren versucht.

3. Zur Morphologie und Systematik der *Ctenostomidae*: Wie eben von *C. steini* erwähnt, werden auch hier optische Längsschnitte membranoider Gebilde irrtümlich als Ventraldornen aufgefaßt (Abb. 39, 40, 41, 42, 43, 44). Hätte WETZEL meine Ausführungen darüber (KAHL 1926, S. 405) beachtet, so wäre er vielleicht vor diesem Irrtum bewahrt geblieben. Auch hier liegt wahrscheinlich eine ungünstige Folge der Fixierung vor, ebenso wie bei der durchweg zu groß angegebenen Zahl der Membranellen, die auch bei den größten Formen die Zahl 8 kaum überschreitet, während WETZEL z. B. bei seiner *Epalxis Penardi*, die ich sehr gut kenne, 12—15 angibt.

Diese Art ist keine *Epalxis*, sondern ein *Pelodinium*; denn sie zeigt das einzige Merkmal, mit dem man diese letztere Gattung von *Epalxis* trennen kann, nämlich die beiden bewimperten Reihen der rechten Breitseite. Diese Art ist sogar mit großer Wahrscheinlichkeit identisch mit *Pelodinium reniforme* LAUTERBORN. Wenn dieser Autor bei seiner Darstellung nicht die schnauzenförmig vorspringende Mundpartie („Ventraldornen“ WETZEL) fortgelassen hätte, so wäre ich sogar meiner Sache völlig sicher; denn ich habe in sehr zahlreichen Fällen diese

häufige Art WETZELS beobachtet und schon einmal (ungenügend) als *Pelodinium rotundum* dargestellt. Ich hatte mich entschlossen, diese Art zugunsten der Art LAUTERBORNs zurückzuziehen; denn ich hatte erkannt, daß die viel rundere Gestalt nur eine Ernährungsform der schlanken Form darstellt, die LAUTERBORN zeichnet. Überdies war sie nicht ausreichend beobachtet, wie ich schon damals bemerkte (KAHL 1926, S. 413). Seither habe ich also schlanke Formen gesehen, die fast die Gestalt der Abbildungen LAUTERBORNs hatten, aber auch alle Übergänge zu den breiten Formen, die WETZEL zeichnet; diese sind überdies auch durch die Fixierung etwas verzerrt.

Die übrigen Dinge, welche diese interessante Familie betreffen, hoffe ich, in absehbarer Zeit einmal in einem Versuch einer monographischen Behandlung zu erörtern.

4. Zu den von WETZEL am Anfang des morphologischen Abschnittes behandelten Arten: a) *Lagynus elegans*.

Ich verweise auf meine Ausführungen: KAHL 1926, S. 225 Anmerkung und 1927₂, S. 103. Die in der ersten Arbeit irrtümlich aufgestellte Art *L. penardi* ist schon im nächsten Jahre wieder zurückgezogen; sie ist nur eine Ernährungsform.

WETZEL hat trotz meiner bestimmten Angaben über die volle Bewimperung des Kopfabschnittes, die übrigens schon ENGELMANN gezeichnet hat, noch wieder festgestellt, daß dieser Teil nicht bewimpert, also ein „Mundkegel“ sei. Ich übernehme die äußerste Verantwortung für meine für die Systematik ausschlaggebende Feststellung. WETZELS Beobachtung muß auf der zerstörenden Wirkung der Fixierung beruhen; vielleicht hat das Infusor beim Fixieren diese Spezialbewimperung abgestoßen. Sie ist beim lebenden Infusor nicht allzuschwierig zu erkennen und von mir oft, auch ad hoc nachgeprüft worden. Die systematischen Erörterungen, die WETZEL an diese Beobachtung knüpft, sind dementsprechend falsch.

Sehr bezeichnend ist die Synonymie, welche er dieser Art voranstellt. Sie stammt aus SCHEWIAKOFFS „*Aspirotricha*“ und enthält drei verschiedene Arten aus drei verschiedenen Gattungen. Sie ist ein lehrreiches Beispiel, was bei einer subjektiven Kritik herauskommt. Ich kann den russischen Text dieser Arbeit nicht lesen und weiß nicht, ob SCHEWIAKOFF die Einordnung dieser Arten begründet. Aber man kann auch so die volle Willkür dieser Synonymie erkennen.

Was berechtigte SCHEWIAKOFF, statt der typischen Zeichnung, die ENGELMANN für seine Süßwasserform *Lacr. elegans* gibt, die Zeichnung QUENNERSTEDTS von dem marinen *Lagynus laevis* einzusetzen und zugleich die Identität dieser beiden Formen festzulegen? Was berechtigte ihn, über alle bestimmten Angaben von STOKES, der an Sorgfalt und Genauigkeit keineswegs hinter SCHEWIAKOFF zurückstand, hinweggehend, auch noch dessen *Lagynus lasius* und *ornatus* hinzuzufügen?

WETZEL schließt sich dem im gleichen Sinne an, indem er meine *Lacrymaria putrina*, eine Art, die viel verbreiteter, wenn auch weniger auffallend ist als *Lacr. elegans*, mit einem Fragezeichen dieser Synonymie anfügt. Vielleicht gibt WETZEL einmal bei Gelegenheit Auskunft darüber, aus welchen Gründen er sich verpflichtet fühlte eine Art, die ich mit aller wünschenswerten Sorgfalt glaube dargestellt zu haben, in Frage zu ziehen.

Auf *Dactyloclamys hystrix* WETZEL werde ich an anderer Stelle eingehen; ich betrachte sie als Modifikation von *D. pisciformis* LAUTERBORN.

Die *Chaenia binucleata* WETZEL ist keine *Chaenia* (vgl. KAHL 1927₂, S. 111), sondern wahrscheinlich eine *Lionotus*-Form, deren Mundabschnitt durch die Fixierung sehr geschrumpft ist. Ich habe dabei einen bestimmten, streng sapro-

pelen *Lionotus* im Auge, der noch nicht beschrieben ist, und an den WETZELS Form, abgesehen von der sehr verkürzten Trichocystenspalte sehr erinnert. Daß WETZELS Form zum mindestens den *Lionoten* sehr nahe steht, geht außer aus der zweiteiligen Kernanlage daraus hervor, daß die Bewimperung eine scheinbar einseitige ist (WETZEL, S. 193). Auch hier wird die Fixierung eine genauere Auffassung der Einzelheiten verhindert haben.

Mit Bezug auf die *Plagiopylen* WETZELS will ich der Kürze wegen nur erwähnen, daß bei seiner Darstellung des Peristoms ein wesentlicher Teil desselben, die prästomale Mundrinne nicht von der eigentlichen Mundgrube getrennt wird. Weder die textliche Darstellung noch die Schnittbilder (ungünstige Orientierung) geben ein klares und richtiges Bild des Peristoms und ich verweise mit Bezug darauf auf LEVANDERS und besonders auf PENARDS ganz vortreffliche Darstellung. Zu dessen Ausführungen will ich nur kurz hinzufügen, was ich schon 1926 nur in der Zeichnung angedeutet habe, daß am Boden der verdeckten Mundgrube keine undulierende Membran steht, wie PENARD es als unentscheidbar erwähnt, sondern Querreihen von Wimpern, am Dach jedoch Längsreihen; in der Legende zu KAHL 1926, Abb. R₁, ist ein Fehler stehen geblieben: Buchstaben d und e müßten vertauscht werden.

Aus WETZELS Abb. 5 und 7 habe ich den Eindruck, daß der hier abnorm kurz erscheinende freie Teil des Peristoms, die Rinne, durch Schrumpfung dieser Partie infolge der Fixierung so verkürzt worden ist.

Damit schließe ich meine Kritik an den morphologisch-systematischen Ergebnissen der Arbeit WETZELS. Die ursprüngliche Fassung meiner Erwiderung ging noch auf eine bedeutende Zahl anderer Differenzen und auf die jetzt nur kurz gestreiften auch weit gründlicher ein. Doch hoffe ich gezeigt zu haben, wie weit eine objektive Kritik an die Ergebnisse eines Forschers angelegt werden kann. Darunter verstehe ich nur die Art der Kritik, die aus der sicheren Kenntnis auf Grund eigener Untersuchung oder aus den schon bestätigten Ergebnissen anderer Forscher abgeleitet werden kann. Bei WETZEL finde ich mit Bezug auf meine Arbeit nur sehr wenig von solcher wünschenswerten Kritik: z. B. die über die Bewimperung von *Metopus laminarius* und auch die Angabe, daß meine Bemerkung über die Randzone der *Caenomorpha* falsch sei; ich empfinde solche Kritik jedesmal als eine wertvolle Anregung zur Nachprüfung. Die Randzone geht tatsächlich nur bis zum Lateraldorn, wie schon LEVANDER angibt. So wäre mir mit Bezug auf die Systematik des Genus *Metopus* eine Aufklärung von Wert gewesen, die WETZEL vielleicht aus seiner Beobachtung der 15monatigen Reinkultur von *M. sigmoides* hätte gewinnen können. Ich hätte danach vielleicht entscheiden können, ob die drei Varietäten dieser Art, die ich aufgestellt habe, in die Variationsbreite einer Art hineinpassen. Hier fehlen leider Angaben bei WETZEL.

In diesem Sinne ist meine Arbeit sicher ebenso der Korrektur bedürftig wie jede andere; ich bin überzeugt, daß sie eine große Menge von Fehlern enthält und bin ständig an der Arbeit, sie selber zu finden und zu verbessern.

Die Art dagegen, mit der WETZEL meine Ergebnisse kritisiert oder bezweifelt, kann ich nur als die Wirkung einer subjektiven Voreingenommenheit empfinden. Sie kann, wenn sie bleibenden Eindruck auf die Biologen macht, die sich jetzt oder zukünftig mit der Infusorienskunde befassen, nur rein negativ und verwirrend wirken. Die Folge dieser Wirkung wird eine große Zahl ganz irrtümlicher Synonymien sein, wie sie die Standardwerke der Infusoriensystematik bis jetzt noch aufweisen, und gerade diese Schwächen ausmerzen zu helfen, habe ich in meiner jetzt 6jährigen Arbeit als eine meiner wesentlichsten Aufgaben betrachtet.

Literatur.

Für diese persönliche Erwiderung kommen nur einige bei WETZEL aufgeführte Arbeiten in Betracht: LEVANDER, LAUTERBORN und PÉNARD. Eigene Infusorienarbeiten sind:

Kahl (1926): Neue und wenig bekannte Formen der holotrichen und heterotrichen Ciliaten. Arch. Protistenkde **55**. — (1927₁): Neue und ergänzende Beobachtungen heterotricher Ciliaten. Ebenda **57**. — (1927₂): Neue und ergänzende Beobachtungen holotricher Ciliaten. Ebenda **60**. — (1928): Die Infusorien der Oldesloer Salzwasserstellen. Arch. f. Hydrobiol. **19**.

DIE HEUTIGE VERBREITUNG EINZELNER TIERARTEN
IM LICHT DER ERDGESCHICHTLICHEN VERGANGENHEIT.
(BESONDERS DER ZECKEN *DERMACENTOR RETICULATUS* AUCT.
UND *HYALOMMA MARGINATUM* KOCH.)

Von

PAUL SCHULZE

(Rostock).

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Mai 1929.)

Mit Recht tritt BROCH dafür ein, daß zur Lösung tiergeographischer Probleme das Schwergewicht auf das eingehende Studium der einzelnen Art gelegt werden müsse, und er weist ferner darauf hin, daß rein ökologische Faktoren, die „das Tier zu einem willenlosen Spielzeug der physikalischen Bedingungen machen“, für die Erklärung der geographischen Fragen nicht ausreichen, und daß die der einzelnen Spezies „inwohnenden Kräfte, ihre besondere Biologie (ihre ontogenetische Physiologie wie die der erwachsenen Individuen) biogeographisch ebenso ausschlaggebend wie die von außen einwirkenden Kräfte sind“. Ich möchte noch hinzufügen, die geographische Herkunft irgendeiner einer bestimmten Fauna angehörenden Spezies ist von gleicher Wichtigkeit, denn „ihre besondere Biologie“ wird zum Teil ein Produkt ihrer alten Heimat sein. Ein mediterraner Einwanderer in Deutschland z. B. wird wohl ziemlich ausnahmslos eine ganz andere „ökologische Valenz“ (HESSE) haben als etwa ein amurisch-sibirischer. Man denke beispielsweise an unsere so ähnlichen Apodiden. *Lepidurus apus* L. ist nordischer, *Triops cancriformis* Bosc. mediterraner Herkunft. Bei ersterem treten die Jugendstadien schon im Februar in meist moorigen Tümpeln auf und die Geschlechtstiere sterben etwa Ende April bei einer Wassererwärmung auf 15° C ab. Die Eier sinken zu Boden und sollen des Frostes bedürfen, damit die Eischale vom Nauplius gesprengt werden kann. *Triops* ist dagegen ein Bewohner wärmeren Wassers; er tritt erst im Mai auf in sonnigen, lehmigen Wasserlachen und kann bis in den Herbst hinein mehrere Generationen erzeugen. Die freigewordenen Eier schwimmen (WOLF). Man sollte einmal drei nahverwandte deutsche Arten analysieren, die den drei postglacialen Hauptwanderströmen ihr Hiersein verdanken, etwa die drei Feldheuschrecken der Gattung *Stenobothrus*: *stigmaticus*

RAMB., *nigromaculatus* H. SCH. und *lineatus* PANZ., die nach ZACHER mediterraner, pontischer bzw. sibirischer Herkunft sind.

Beim Suchen nach den Ursachen heutiger Artverbreitungen wird man also auch die geologische Geschichte des Besiedlungsgebietes nicht außer acht lassen dürfen; eingehendes Studium wird dann zeigen, welche Einflüsse, erdgeschichtliche oder die der Umwelt oder besondere „Artveranlagung“, die Hauptrolle bei dem Zustandekommen der jetzigen Verbreitungsgrenzen der Spezies gespielt haben.

Neuerdings ist nun von einigen Untersuchern die erdgeschichtliche Vergangenheit in den Vordergrund gestellt worden, man hat hauptsächlich aus ihr die jetzigen Wohnareale von Einzelformen (und darüber hinaus die Rassen- und Artbildung) zu erklären versucht. Wohlgemerkt, es handelt sich um das Studium einzelner Spezies (bzw. Subspezies) und nicht ganzer Gruppen, wie es früher oft betrieben wurde, um deren Herkunft und Verbreitung verständlich zu machen und etwa die ehemalige Existenz verschwundener Landverbindungen zu beweisen, z. B. die der pazifischen Brücke zwischen Australien und Südamerika (siehe darüber etwa die Zusammenfassung von MARCUS). Da die erwähnten Untersuchungen meist von Spezialisten ausgeführt und oft in den dem Allgemeinzoologen schlecht zugänglichen Zeitschriften publiziert und daher weniger beachtet werden, will ich hier zunächst einige bemerkenswerte Beispiele aus diesem Forschungsgebiet geben, um in die Fragestellung einzuführen. STRESEMAN hat europäische Vogelarten in bezug auf den Zusammenhang zwischen Wohnareal und geologischer Vergangenheit studiert und kommt auf Grund des jetzt von ihnen bewohnten Gebietes zu folgender Vorstellung von den Ursachen der Besiedlung gerade in der vorliegenden Art und Weise: Durch die von Norden her vordringenden Eismassen wurde das Verbreitungsgebiet mancher im Tertiär in Europa lebender Arten in zwei Teilareale zerlegt, ein östliches und ein westliches. An den neuen Wohnorten der Tiere wirkten jahrtausendlang die Umwelteinflüsse in verschiedener Weise auf die ursprünglich zusammengehörigen Formen ein. Der Erfolg war ein verschiedener, in dem einen Falle kam es durch die Trennung zur Herausdifferenzierung neuer Arten, in dem anderen nur zur Bildung von Rassen. Das erste ist der Fall beim Baumläufer, der durch die Eiszeit in den langkralligen, kurz-schnäbligen, östlichen Waldbaumläufer (*Certhia familiaris* L.) und den kurzkralligen, langschnäbligen westlichen Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla* BREHM) aufgespalten wurde. Bei der Wiederbesiedlung des geräumten Gebietes stießen beide aufeinander und kommen nun in einem breiten Mischgebiet nebeneinander vor, selbst in ein und demselben Wald, wenn auch im allgemeinen *familiaris* Nadelwald, *brachydactyla* Laubwald bevorzugt. Durch die lange Trennung sind sich beide Formen aber fremd geworden und haben sich zu Arten differenziert, die

sich nicht mehr untereinander kreuzen. Anders liegen die Verhältnisse bei der Schwanzmeise. Die mehr östliche und nördliche Form (*Aegithalos caudatus* L.) ist rein weißköpfig und durch ein dichteres pelzartiges Gefieder ausgezeichnet gegenüber der streifenköpfigen West- und Südform (*Aegithalos caudatus europaeus* HERM.). Hier sind die unterscheidenden Merkmale nur als Rassenmerkmale zu werten, denn im Mischungsgebiet in Mitteldeutschland gibt es durch Bastardierung alle Übergänge zwischen ihnen (siehe dazu auch die Ausführungen von STECHOW über andere Vogelarten und die Arbeit von STEINBACHER). Eine besonders bemerkenswerte Mittelstellung zwischen den beiden eben erwähnten Fällen



Abb. 1. Verbreitung von *Bombina bombina* L. (wagerechte Striche) und *Bombina variegata* L. (senkrechte Striche) nach MERTENS.

nehmen, wie MERTENS gezeigt hat, unsere beiden Unken ein, die Rotbauchunke *Bombina bombina* L. und die Gelbbauchunke *Bombina variegata* L. Ihre Verbreitung (Abb. 1) zeigt eine große Ähnlichkeit mit der der Baumläufer auf der STRESEMANNschen Karte. Die Stammform beider ist wahrscheinlich im Tertiär aus Asien nach Mitteleuropa eingewandert und hat sich wohl schon damals in eine östliche und eine westliche Rasse differenziert. Durch die Eiszeit räumlich getrennt, wird die westliche weiter nach Südeuropa abgedrängt, und aus einer Form der Ebene wird eine Gebirgsbewohnerin. Im Postglacial dringt die Ostform, ein Charaktertier der Ebene, erneut nach Norden und Westen vor und wandert teilweise in das von *Bombina variegata* besiedelte Gebiet ein. Während der Trennung ist die morphologische Sonderung ziemlich weit

vorgeschritten, die Entfremdung hat aber nicht den Grad erreicht wie bei den Baumläufnern, wie gelegentliche Bastardierungen beweisen. Nur ihrem verschiedenen ökologischen Verhalten als Ebenen- bzw. Bergbewohner verdanken die Unken also ihre Ausbildung zu „Arten“ (weitere Beispiele siehe bei MERTENS 1928, 2). Auch in Nordamerika lassen sich ganz ähnliche Eiszeiteinflüsse wie bei den besprochenen europäischen Arten feststellen. Nach dem Rückzug des Eises wurde z. B. das obere Mississippital von zwei Formen der Wespe *Polistes variatus* CRESSON besiedelt. Von Südosten kam der dunkle *variatus variatus* CRESSON, von Südwesten aus den Steppengebieten Arizonas und Neumexikos der stark aufgehellte *variatus aurifer* SAUSS., die in dem erwähnten Tal aufeinanderstoßen und eine Mischrasse bilden (ENTEMAN).

Um die Methodik der in Frage stehenden Untersuchungen noch weiter zu illustrieren, wähle ich zuletzt noch ein Beispiel aus Afrika: STRESEMANN und GROTE wiesen auf die merkwürdige Tatsache hin, daß bei einer großen Anzahl von Vögeln das Südostufer des Viktoriasees von einer anderen Form derselben Art besiedelt wird, als das Nord- und Nordwestufer. Aus den heutigen ökologischen Verhältnissen läßt sich diese Tatsache nicht begreifen. Die Autoren ziehen eine andere Erklärung heran, die viel für sich hat und ein Analogon zu den geschilderten Eiszeiteinwirkungen bildet. Durch das Vordringen des Waldes im Pluvial des Pleistocäns oder im jüngeren Tertiär bildete sich quer durch den afrikanischen Kontinent eine Waldbarriere, welche die einstige Steppenfauna in zwei oder mehr Provinzen zerlegt. Nach dem Trockenerwerden des Klimas schwand der Wald, nur inselartige Bestände zurücklassend. Nun drängten die Steppenvögel wieder vor. Die von Norden kommende Form nahm die Länder am Nord- und Westrand des großen Sees in Besitz, während die von Süden heraufrückende Rasse sich bis zum Süd- und Ostufer vorschieben konnte. Eine etwas andere Methodik wird von v. IHERING und besonders METCALF angewendet, die auf Grund des Vorkommens bestimmter Innenparasiten (Würmer und Ciliaten) Rückschlüsse auf das Alter und die Ausbreitungswege ihrer Wirtstiere machen.

Durch die angeführten Arbeiten ist ein vielversprechender Versuch gemacht worden, in die Geschichte der Arten auf Grund ihrer heutigen geographischen Verbreitung einzudringen. Ich will auf diesem Wege in der vorliegenden Mitteilung fortfahren, und zwar soll es sich bei unserer Untersuchung nicht darum handeln, die Verbreitung nahestehender Arten oder Rassen zu klären, sondern das Verbreitungsareal zweier Kollektivspezies in bezug auf die Ursachen verständlich zu machen: Ich will an der ganz verschiedenartigen Verbreitung zweier europäischer Zecken nachzuweisen trachten, daß ihre heutige Verbreitung sich in der Hauptsache schon allein auf erdgeschichtliche Verhältnisse im Mittelpliocän und Interglacial zurückführen läßt, ohne daß man zunächst für die Ge-

samtverbreitung ökologische Momente heranziehen müßte. (Ich gehe in dieser Arbeit bewußt etwas einseitig vor!)

Die Ixodiden scheinen mir für eine solche Untersuchung besonders geeignet zu sein, weil ihre aktive Verbreitungsmöglichkeit, die Vagilität (HESSE), gleich Null ist.

Eine Besiedlung größerer neuer Gebiete konnte nur durch ausgedehnte, bestimmt gerichtete und sich während eines längeren Zeitraumes öfters wiederholende Ausbreitungswellen ihrer Wirte erfolgen. Die heutigen zeitweisen Wanderungen der Säuger sind offenbar von ganz untergeordneter Bedeutung für die Ausbreitung der Zecken; sie finden ja meist auf altgewohnten Wegen statt und erstrecken sich, wie die ausgeprägte Rassenbildung bei ihnen beweist, selbst in unkultivierten Gegenden wohl nicht über genügend weite Räume. Verschleppungen durch menschliche Haustiere, die eine Fälschung der geographischen Verbreitungsverhältnisse herbeiführen könnten, spielen bei säugetierbewohnenden Ixodiden in der gemäßigten Zone kaum eine Rolle und haben es früher wohl ebensowenig getan wie heute. Gewiß kommen isolierte Fälle von Verschleppungen (oft nur ♂♂ oder ♀♀) vor; sie werden aber leicht als solche erkannt, und nur in den allerseltensten Fällen werden die Tiere zur Fortpflanzung kommen, und selbst dann wird ihre Zahl meist zu gering sein, um sich dauernd zu behaupten. Ein einziges ungünstiges Jahr kann die ganze Population vernichten. Gerade die später zu schildernde Verbreitung von *Cynorhaestes marginatus* spricht direkt gegen die Ausbreitung durch Verschleppung, denn man sollte erwarten, daß gerade durch sie ein Transport in nicht besiedelte Gebiete hätte erfolgen können (siehe S. 747).

Bei der zweiten Art, *Hyalomma marginatum*, liegen die Verhältnisse an sich ungünstiger, da hier die Nymphen auch an Vögel gehen (P. SCHULZE, 1927, 2, S. 120, unter *H. aegyptium*). Es kann natürlich so gelegentlich ein Transport über weite Strecken erfolgen, wie etwa der Fund eines einzelnen ♂ dieser südlichen Art durch ZELLER auf Norderney beweist. Aber gerade die Gattung *Hyalomma* ist durch eine sehr starke geographische Rassenbildung ausgezeichnet, so daß solche ganz vereinzelt eingeschleppten Tiere sofort als solche erkannt werden. Einmal bekam ich eine größere Zahl von Regierungs-Tierarzt EGGBRECHT vor dem Kriege in Tsingtau gesammelter Hyalommen. Sie erwiesen sich als das südafrikanische *Hyalomma impressum rufipes* KOCH, der Fundort war also im höchsten Grade zweifelhaft. Nähere Nachfragen ergaben dann, daß Vieh aus Deutsch-Südwestafrika eingeführt worden war und die Zecken vom Schlachthof stammten. Offenbar ist man bisher bei den Ixodiden mit der Erklärung „Verschleppung“ zu schnell bei der Hand gewesen. Von manchen Seiten, z. B. DÖNITZ, ist auch angenommen worden, das *Hyalomma „aegyptium* L.“ durch Verschleppung ganz Afrika

besiedelt habe. Ich konnte aber nachweisen, daß eine solche Vorstellung nur die Folge einer ungenügenden Kenntnis des Genus war, das durch eine ganze Anzahl von Arten und geographischer Rassen in diesem Erdteil vertreten ist. Ich glaube daher nicht, daß Verschleppungen von wesentlicher Bedeutung für das Zustandekommen des heutigen Verbreitungsareales unserer Zecken gewesen sind.

1. *Cynorhaestes marginatus* Sulzer (= *Dermacentor reticulatus* auct. nec F.).

Leider muß ich an dieser Stelle erst auf die leidige Nomenklaturfrage der Art eingehen.

Der Gattungsname *Dermacentor* ist aus Prioritätsgründen zu ändern, und zwar kommen *Cynorhaestes* (HERM. 1804) und *Crotonus* (DUMERIL 1829) in Betracht. DUMERIL beschreibt in der Gattung *Crotonus* S. 401 *ricinus* und S. 402 unsere Art unter dem Namen *variegatus*, wie seine Abbildung (Planches, Zool. Ins. Taf. 53, Fig. 6) beweist. Er nennt als Fundort Afrika und sagt, FABRICIUS hätte seinen *variegatus* (= *Amblyomma variegatum*) nach einem Tier seiner Sammlung beschrieben. Hier ist der Autor zweifellos einem Irrtum zum Opfer gefallen. FABRICIUS' (Suppl. Ent.-Syst. 1798, S. 572) Beschreibung paßt in keiner Weise auf unsere Spezies, die auch sonst nie aus Afrika gemeldet wurde, wohl aber sehr gut auf die *Amblyomma*. Außerdem stellt die Abbildung zweifellos ein helles ♂ der bisher *Dermacentor reticulatus* genannten Art, wie es mir etwa aus Südfrankreich vorliegt, dar.

Crotonus ist ein Mischgenus: der eine Anteil (*ricinus*) fällt in die Gattung *Ixodes* LATR. (1795), der anderen generisch verschiedenen Art müßte also der Gattungsname *Crotonus* verbleiben, der prioritätsberechtigt ist vor *Dermacentor* (KOCH 1844). Nun stellt aber HERMANN 1804 die Gattung *Cynorhaestes* auf mit den Arten *ricinus* (S. 65), *aegyptius* (= *Hyalomma aegyptium* L.) S. 66, *reduvius* (= *Derm. reticulatus* auct. ♀) S. 66 und *pictus* = ♂ der vorigen Art S. 67. Es handelt sich also wieder um eine Mischgattung, aus der *ricinus* ohne weiteres ausfällt. Der HERMANNSche Name könnte nun für *Hyalomma* KOCH (1844) eintreten. Dann müßten also zwei bekannte Gattungsnamen geändert werden *Hyalomma* in *Cynorhaestes*, *Dermacentor* in *Crotonus*.

Da nun aber nach § 30 der Nomenklaturregeln ein revidierender Autor den Gattungsnamen auf die Spalteinheit übertragen kann, die er für passend hält, so wähle ich für die bisher *Dermacentor* genannte Gattung den Namen *Cynorhaestes* HERM. 1804, zu dem *Crotonus* DUM. 1829 und *Dermacentor* KOCH 1844 in Synonymie treten. Durch dieses Verfahren bleibt wenigstens *Hyalomma* KOCH erhalten.

Aber auch der Artnamen *reticulatus* ist zu verwerfen und zwar aus zweierlei Gründen. Die Übertragung der FABRICIUSschen Beschreibung auf die vorliegende Art ist völlig zu Unrecht erfolgt. Aus FABRICIUS' Angaben geht klar und deutlich hervor, daß *Acarus reticulatus* F. eine eingetrocknete *Ixodes*-Nymphe, wahrscheinlich von *Ixodes ricinus* ist! (Syst. antl. [1805], S. 355, 22: „*Ixodes reticulatus*. *Ixodes* ovatus *ferrugineus*, lineis albis subreticulatis. Habitat in Gallia. Vix a praecedenti satis distinctus.“ Bei 21 heißt es: „*Ixodes holsatus*, ovatus plenus *ferrugineus*, thorace fusco. Habitat Kiliae. Varietas inanis *Ixodes vulgaris* videtur.“ Sperrungen von mir.)

Überdies ist die Art schon 1776 von SULZER als *Acarus marginata* beschrieben und abgebildet worden (S. 245, Taf. 29, Fig. 7 u. f.) und zwar aus Graubünden

(Schweiz), dieses ist demnach als typische Lokalität für die Art anzusetzen. (Durch *C. marginatus* SULZER fällt *C. parumapertus marginatus* BANKS [1908, S. 46] in Homonymie. Der Name sei in *albimarginatus* geändert.) Über geographische Rassenbildung bei der Art wissen wir zur Zeit noch nichts; sie dürfte auch nicht sehr beträchtlich sein. Vor allem müßten zunächst einmal Schweizer Tiere genau beschrieben werden. Bei der ausgedehnten Synonymie der Spezies liegen Namen für Tiere aus den verschiedensten Ländern vor, man hüte sich daher vor voreiliger Namensgebung.

Infolge seiner Größe und der prächtigen Silberzeichnung wird *C. marginatus* nicht leicht übersehen und fällt selbst dem Laien auf. Er ist häufig beschrieben und abgebildet worden und findet sich aus den verschiedensten Ländern in den Museen. Seine Verbreitung kann daher als gut bekannt gelten. In einer früheren Arbeit habe ich *marginatus* eine Spezies pontisch-mediterraner Herkunft genannt, eine Bezeichnung, die aber noch nicht umfassend genug ist. Das Artareal umgreift auch das sibirische Gebiet, demnach alle drei Kernregionen, von denen aus postglacial eine Wiederbesiedlung Europas erfolgte (P. SCHULZE 1927, 1).

Unsere Zecke geht von Westsibirien (östlichster bekannter Fundort Kansk, östlich von Krasnojarsk; weiter östlich findet sich dann nur *C. niveus* NEUM.) durch Mittelrußland bis zur Balkanhalbinsel und kommt in Ungarn, Dalmatien, Italien, Korsika, Sardinien, auf der Pyrenäenhalbinsel und in Frankreich bis zum Elsaß vor. Die englischen Fundorte liegen im Süden: Devon und Wales (WALTON, HIRST). Aus Österreich ist sie bekannt („Austria“ Mus. Wien, „Tyrol“ Mus. Berlin, „Donauniederung“ DÖNITZ), ebenso aus der Schweiz (Graubünden). Auch in warmen Gegenden Deutschlands ist sie noch zu finden (bei Wiesbaden, im Taunus, in Württemberg und in Unterfranken). In den von ihr besiedelten Teilen des Mittelmeergebietes ist sie wohl allgemein verbreitet und oft häufig, in den Randgebieten der Verbreitung tritt sie anscheinend mehr lokal auf. In Kleinasien, Palästina und Nordafrika fehlt sie offenbar ganz, jedenfalls sind mir keine diesbezüglichen Literaturstellen bekannt, noch habe ich die Art im Material aus diesen Gegenden angetroffen. Das Verbreitungsgebiet von *C. marginatus* geht durch die verschiedenartigsten Klimaprovinzen (siehe Abb. 2 u. 3). Es könnte ja aber sein, daß er in den einzelnen Gegenden trotzdem nur an ganz bestimmten Örtlichkeiten anzutreffen wäre, das ist aber nicht der Fall; im Gegenteil, er ist stark euryök. So wurde er z. B. gesammelt: sowohl im Gebirge (Graubünden, Tirol, bei Vizzavona auf Korsika 1100 m hoch, bei Florenz in einem schattigen Tal etwa 1000 m hoch), als auch in sumpfigen Flußniederungen: sumpfiges Gravoneufer oberhalb Caldaniccia, Korsika, 14. IV. Nach HIRST ist er gemein an den Ufern des Dart und Teign in Devon. HERMANN fand ihn im Elsaß im Überschwemmungsgebiet des Rheines, ich selbst traf ihn an Steinen unmittelbar am Meer auf Lesina (HVAR), Dalmatien, 9. IV., und auf ganz dürrern Terrain bei

Üsküb in Mazedonien. Im östlichen Teil seines Wohnareales ist *marginatus* mehr ein Steppenbewohner, während er in Europa, wie eben gezeigt, auch an ganz feuchten Stellen und im Gebirge gefunden wird. Diese Verhältnisse erinnern auffallend an die bei *Formica uralensis* RUSKY festgestellten. Im asiatischen Rußland Steppenameise, wird sie beim Vordringen nach Europa zu einem Bewohner der Moore und kommt nur an ausgesprochen feuchten Standorten vor. Für Deutschland wurde die Schwarzkopfameise zum ersten Male 1926 durch SKWARRA aus dem Schwentlunder Hochmoor in Ostpreußen gemeldet, als zweiter



Abb. 2. Die Verbreitung von *Cynorhaestes marginatus* SULZER in großen Umrissen (O). Schwarzrote Linien heutige Landgrenzen, schwarze Linien mittelpliocäne Landgrenzen. Weiß Land im Mittelplicocän. Dicht punktiert mittelpliocäne Meere. Locker punktiert pliocäner Brackwassersee. /// Größte Ausdehnung des Inlandeises.

Fundort kommt jetzt das Gölde nitzer Moor bei Rostock hinzu, wo die Art neuerdings durch RABELER aufgefunden wurde. ALPATOV (bei SKWARRA, S. 311) macht sich folgende Vorstellung von den Ursachen dieser Veränderung des Lebensraumes: „Nach der Eiszeit besiedelten *F. pratensis* und *F. rufa* die von der Eisdecke freigewordenen Teile Europas in breiter Front von Süden und Osten her. Die *F. uralensis* drang aber nur von Osten her auf schmaler Vormarschlinie ein. Daher kam sie zweifelsohne nach Europa erst spät, als schon alle trockenen zum Nestbau günstigen Gebiete durch *F. rufa* und *F. pratensis* besiedelt waren. Infolgedessen war *F. uralensis* gezwungen, sich neuen ökologischen Bedingungen anzupassen, was ihr wegen ihres wahrscheinlich jün-

geren phylogenetischen Alters leichter war als den beiden anderen Arten.“ Eine Konkurrenz mit anderen Zecken kann jedenfalls bei *Cynorhaestes* kaum der Grund für das Vorkommen an feuchten Stellen sein. Als Rivale kommt in Europa vor allem wohl *Ixodes ricinus* L. in Betracht, der aber ganz und gar nicht wasserscheu ist, wie schon allein sein Auftreten an Ringelnatter und Fischotter beweist. Das Vorkommen im Gebirge in den von der Eiszeit betroffenen Gebieten könnte in Parallele gesetzt werden mit den Verhältnissen, wie sie LESNE für Pflanzen und Käfer des englischen Mittelpliocäns schildert. Ein Teil der in dieser Tertiärperiode im englischen Flachland lebenden und fossil belegten Coleopteren ist dort ausgestorben und findet sich heute in ganz nahe-

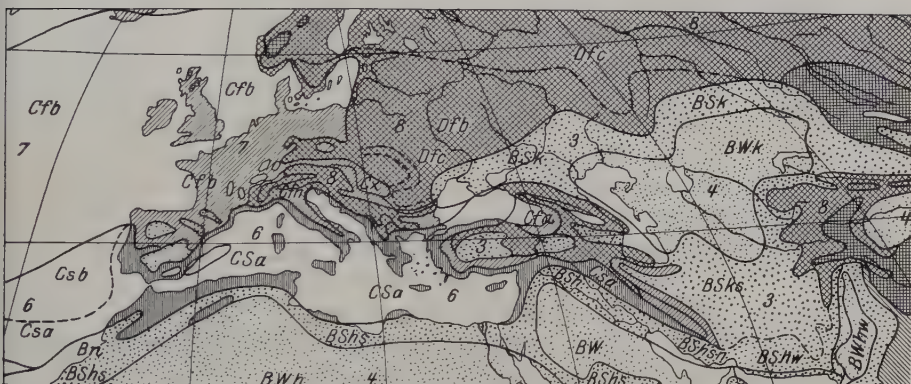


Abb. 3. Ausschnitt aus der Weltklimakarte von KÖPPEN.

B Trockenklima, C warmgemäßigte Regenklimate, D boreale Klimate, S Steppenklimate, W Wüstenklimate. 3 Steppenklimate, 4 Wüstenklimate, 6 warme sommertrockene Klimate, 7 feuchttemperierte Klimate, 8 Winter feuchtkalt. a Temperatur des wärmsten Monats $> 22^{\circ}$, b Temperatur des wärmsten Monats $< 22^{\circ}$, mehr als 4 Monate $> 10^{\circ}$, c Temperatur von nur 1–4 Monaten $> 10^{\circ}$, kältester Monat $> -36^{\circ}$, f beständig feucht, genug Regen oder Schnee in allen Monaten, h heiß, Jahrestemperatur $> 18^{\circ}$, k Jahrestemperatur $< 18^{\circ}$, n Nebel, s trockenste Zeit im Sommer, w trockenste Zeit im Winter.

stehenden Vikarianten nur auf Gebirgen Mittel- und Osteuropas; ähnliches gilt für die Pflanzen, die wir heute aber meist auf außereuropäischen Gebirgen (in Kleinasien, Nordamerika usw.) antreffen. REID und LESNE nehmen an, daß die erwähnten Organismen die wechselnden Einflüsse der Glacialzeit im Gebirge besser überstehen konnten als in der Ebene. Trifft dieser Erklärungsversuch das Richtige, dann müßte unser *Cynorhaestes* mit Säugern, die aus Ebenen- zu Gebirgstieren wurden, wie etwa die Gemse, das Schicksal geteilt haben.

Bei der Wahl der Wirte ist nun *C. marginatus* ebenfalls nicht wählerisch, befällt alle möglichen Säugetiere bis herauf zum Menschen, als Imago aber hauptsächlich größere Säuger.

Nach BELITZER überwintert die Art in Zentralrußland als Imago, um im zeitigen Frühjahr die Wirte aufzusuchen. „Schon im Anfange des Früh-

lings, wenn noch Schnee lag und Kälte herrschte und die Insekten noch nicht aufwachten, fanden wir Zecken auf den Pferden“ sagen MARZINOWSKI und BELITZER (S. 19) von unserer Art, und WALTON (S. 217) berichtet, daß die Spezies in Wales von einem durch die Büsche gejagten Terrier im November, Januar, Februar und März abgelesen wurde.

Die Jugendstadien finden sich nach BELITZER im Sommer auf Nagern; Ende des Sommers bis zum Herbst hin treten neue Geschlechtstiere auf, die aber selten vor dem nächsten Frühjahr den Wirt annehmen. (Die Tiere, die im Herbst beißen, sind klein und stammen wahrscheinlich von ungenügend ernährten Nymphen. BELITZER 1927.)

Diese Feststellungen stimmen gut mit meinen Beobachtungen in Mazedonien überein. Am 4. VI. wurden die letzten Imagines an Pferden gefunden, vereinzelt treten sie dann wieder im Spätherbst auf. Als Wirt für die Nymphen wurden dort von mir Insektivoren (Maulwurf 6. VIII. und Igel 2. VIII.), aber auch Pferd (2. VIII.) und Rind (16. IX.) festgestellt. Im Laboratorium sogen die Larven am Katzenohr, an Meerschweinchen und weißen Mäusen, die Nymphen an Meerschweinchen. Tiere aus Mazedonien überstanden in Blumentöpfen mit Erde im Freien in Berlin den Winter 1917/18 ohne weiteres und begannen, am 16. II. ins Zimmer genommen, am 20. II. mit der Eiablage. Über eine Massenzucht mazedonischen *Ixodes* in Berlin berichtet DU TOIT (S. 362 ff.). Am 3. VI. an ein Pferd gesetzte Larven sind am 8.—10. VI. vollgesogen. Am 22. VI. erscheinen die ersten Nymphen, am 26. VI. sind die meisten geschlüpft. Am 15. VII. bissen die Nymphen wieder am Pferd, vom 20. bis 23. VII. sind sie vollgesogen. Die ersten Imagines erscheinen am 14. VIII., bis Ende August haben fast sämtliche Nymphen die Geschlechtstiere ergeben. Sie saugen aber im Herbst weder am Pferd noch am Kaninchen. Die Zeit vom Schlüpfen der Larven bis zum Auskriechen der Imagines betrug also in diesen Versuchen 72 Tage, während nach NUTTALL (1911, S. 302) die geringste entsprechende Zeit für *Ixodes ricinus* L. 100, die Maximalzeit aber 1051 Tage beträgt! Derselbe Autor findet bei spanischen Tieren (er nennt sie „var. *niveus* NEUM.“; die Tiere gehören aber offenbar zu *marginatus*, während *niveus* eine gute Art darstellt, die ökologisch weitgehend mit der vorigen übereinstimmt; siehe POPOV und OLENEV) bei Aufzucht am Schaf als Minimalwert für den gesamten Lebenszyklus 80 Tage (bei *ricinus* 178 Minimum). Nach MARZINOWSKI und BELITZER können Larven 6 Monate ohne Nahrung bleiben, für Nymphen stellte NUTTALL die Zeit von 37 Tagen (bei Zimmertemperatur) fest und für Imagines (♂) 474 und (♀) 450 Tage.

Schon seit langem habe ich mich bemüht, über die tiergeographische Stellung der Art ins Reine zu kommen. Am wahrscheinlichsten schien es mir immer mehr, daß das auffallend gezeichnete und in unseren Breiten fremdartig wirkende Tier ein altes aus Asien stammendes Tertiär-

element der europäischen Fauna sei. (Die Milben sind ja überhaupt erst fossil aus dem Tertiär belegt; die einzige bekannte Zecke, „*Ixodes*“ *tertiarius* SCUDD. stammt aus dem Oligocän von Wyoming (ZITTEL 2, S. 733). Wie ist dann die heutige Verbreitung von *C. marginatus* zu erklären? Bei seiner großen Euryökie schienen mir ökologische Schranken keine große Rolle zu spielen, und ich versuchte daher das jetzige bekannte Wohnareal der Art mit der Land- und Wasserverteilung im Tertiär in Verbindung zu bringen und bei dem Fehlen aktiver Besiedlungsmöglichkeiten die Ausbreitung auf Säugerwanderungen in früheren Erdperioden zurückzuführen; wobei dann noch eine eventuelle Zurückdrängung durch die Eiszeit in Rechnung zu stellen war. Vergleicht man die paläographischen Karten bei JOLEAUD und LEMOINE, so sieht man sofort, daß eine der heutigen entsprechende Besiedlung Europas nur im Pliocän, also gerade zur Zeit großer Säugerwanderungen von Asien nach Europa, möglich war. Zeichnet man in eine Karte des Mittelpliocäns die größte Ausdehnung des Inlandeises ein, so hat man mit auffallender Genauigkeit nicht nur die Besiedlungswege für die Inseln, sondern auch in den verbleibenden Landgebieten das heutige Wohnareal von *C. marginatus* (Abb. 2). Nur einige Fundorte ragen — aber nur wenig — in das Gebiet pliocäner Meere und in das ehemals vereiste Gebiet herein. Am stärksten werden die Grenzen des pliocänen Brackwassermerees nach Süden überschritten. Ob Italien einen alten Besiedlungsherd darstellt, ist nicht sicher zu entscheiden, die Möglichkeit, dort Fuß zu fassen, war immerhin gegeben. Leider sind mir nur zwei italienische Fundorte bekannt geworden; beide im Norden: Umgebung von Pavia, Certosa (10.V. 1905) und Umgebung von Florenz (Berlese). Sie würden also mit der pliocänen Landverteilung gut in Einklang zu bringen sein. Die Fundorte Tirol und Graubünden brauchten nicht unbedingt für eine Neubesiedlung zu sprechen; an geeigneten Stellen konnte die Art hier wohl die Eiszeit überstehen (siehe S. 746). In England ist die Spezies nur in dem ehemals eisfreien Devonshire häufig und greift durch ihr Vorkommen in Wales nur wenig über den Südrand des alten Vergletscherungsgebietes hinüber. Der nördlichste bekannte europäische Fundort liegt bei Brjansk, also im großen eisfreien Bogen von Kursk. Die Ausbreitung unserer Zecke muß demnach nach dem Abschluß der tertiären Säugerwanderungen außerordentlich langsam erfolgt sein. Im Mittelpliocän war Afrika durch den langen östlichen Mittelmeerausläufer für eine Besiedlung abgeriegelt und der Zugang nach dem heutigen Kleinasien durch die schmale Landenge zwischen Mittelmeer und dem pontischen Brackwassermere zum mindesten sehr erschwert, und der Weg weiter nach Süden durch die hohen Gebirge (Kaukasus, Elbrus) gesperrt. Ganz heraus fällt der Fundort Rhodos, von wo die Art durch PAOLI gemeldet wurde. (Über ein etwaiges Vorkommen in Kreta wissen wir nichts; in

einer Ausbeute von dort war die Art jedenfalls nicht vertreten.) Vielleicht liegt hier tatsächlich nur eine Verschleppung durch italienisches Vieh vor; oder handelt es sich etwa um *niveus* NEUM.? Mir schien die Annahme einer Beziehung zwischen heutiger Verbreitung und pliocänen Verhältnissen zunächst reichlich kühn, aber bei genauem Studium der Einzelheiten habe ich mich davon überzeugen müssen, daß auf diese Weise das Besiedlungsareal am besten verständlich wird. Überrascht war ich, als ich nach Abschluß der Arbeit eine Stelle bei KOBELT fand, der für eine ganz andere Tiergruppe mit geringer Eigenverbreitung, die mediterranen Land- und Süßwassermollusken, sagt: „Alle wesentlichen Grenzen lassen sich auf die Tertiärzeit bzw. auf die Verteilung von Land und Wasser in der Pliocänperiode zurückführen“ (Vorwort). Eine naheliegende Frage wäre die, warum die Art im Interglacial, als die spanische und sizilianische Landbrücke Europa mit Afrika verband, diesen Erdteil nicht betreten hat. Wir wissen es nicht, man könnte aber anführen, daß damals die Säugerwanderungen hauptsächlich in umgekehrter Richtung gingen, wie das Auftreten zahlreicher afrikanischer Tier-typen im Mittelmeergebiet zu dieser Zeit beweist. Wahrscheinlich ist die Verbreitung unserer Art ursprünglich eine weit ausgedehntere gewesen und griff über die Landbrücken nach Nordamerika herüber, von wo heute acht *Cynorhaestes* Arten und eine Unterart gemeldet werden, während im europäischen und besonders asiatischen Gebiet sieben Arten und zwei Unterarten festgestellt sind (siehe BISHOPP u. WOOD und OLENEV). Die Umwälzungen der Eiszeit müßten dann die Eurasier von den Amerikanern getrennt haben unter Herausbildung neuer Unterarten und Arten. Offenbar ist *C. marginatus* auch ein Glied der glacialen Mischfauna gewesen. Mit Sicherheit wissen wir jedenfalls, daß die Art wenigstens im frühen Postglacial ein Parasit des Haarnashorns (*Coelodonta antiquitatis* BLUMENB.) gewesen ist, wie ihr Fund im Ohr des Erdwachsexemplars von Starunia in Galizien beweist (KULCZYNSKI bei SCHILLE, S. 42).

Es sei in diesem Zusammenhange darauf hingewiesen, daß *Cynorhaestes*-Arten schwere Seuchen übertragen können: *marginatus* die durch *Piroplasma caballi* NUTT. und *P. canis* PIANA und GALLI VALERIO erzeugte Pferde- bzw. Hundepiroplasmose, *niveus* NEUM. die erstere; amerikanische Spezies, besonders *venustus* SAY das ultravisible Virus des Rocky Mountain Spotted Fever des Menschen, *Bacterium tularense*, den Erzeuger der Tularämie und *Bartonella bacilliformis*, den Erreger des Oroya-Fiebers (NOGUSCHI). Darüber hinaus ist aber auch festgestellt worden, daß infolge rein toxischer Eigenschaften durch *C. venustus* bei Mensch und Tier schwere Lähmungserscheinungen hervorgerufen werden. Bei einem Hund z. B. traten die Erscheinungen schon nach dem Biß einer einzigen Zecke ein (HADWEN und HADWEN und

NUTTALL). MARZINOWSKI und BELITZER berichten ferner, daß Kaninchen, an denen Larven und Nymphen von *C. marginatus* sogen, am 3. Tage eingingen, bei der Sektion zeigte sich eine starke Anämie. Es wäre also immerhin daran zu denken, daß unsere Art auch bei den vielleicht durch die veränderten Bedingungen des Postglacials geschwächten eiszeitlichen Großsäugern Krankheiten hervorrief und zum endgültigen Aussterben von Mammut und Haarnashorn beitrug.

Ist nun etwa der Lebenscyclus der Spezies noch heute eine Nachwirkung eiszeitlicher Verhältnisse: Auftreten der Imagines im zeitigen Frühjahr, das etwa dem glacialen Sommer entsprechen würde, schnelle Entwicklung der Jugendstadien in den Sommermonaten? Ich glaube es nicht. Denn diese Eigentümlichkeiten zeigt die Spezies durch ihr ganzes großes Verbreitungsgebiet. Mir will es viel wahrscheinlicher erscheinen, daß ihre starke Euryökie, das Nichtabhängigsein von bestimmten Wirtstieren (Euryphagie) in allen Stadien, die große Fähigkeit, lange ohne Nahrung zu existieren (eine Eigenschaft, die man bei vielen Zecken findet) und die schnelle Entwicklung von Larve und Nymphe ihr die Möglichkeit gaben, auch unter Eiszeitverhältnissen zu existieren. Dazu käme noch eine weitere Eigentümlichkeit der Zecken: daß ihre Eier gegen Untertauchen in Wasser nicht empfindlich sind; so schlüpfen z. B. aus 157 Tage im Wasser liegenden Eiern von *Boophilus annulatus* SAY die Larven zur normalen Zeit, ähnliches ist für *Ixodes ricinus* L. (HOOKER, BISHOPP und WOOD) und für *Cynorhaestes niveus* NEUM. durch OLENEV 1928 festgestellt worden. Eine solche Fähigkeit konnte bei Arthropoden, die ihre Eier am Boden ablegen unter Eiszeitverhältnissen von großer Bedeutung sein. Eine gewisse Unempfindlichkeit gegen niedere Temperaturen findet sich auch sonst bei den Imagines der Gattung *Cynorhaestes*. *C. albipictus* PACKARD heißt in Amerika „The winter Tick“, *C. nigrolineatus* PACKARD „The red brown winter Tick“. *C. hunteri* BISHOPP kommt in Arizona nur auf dem Bergschaf (*Ovis canadensis gaillardi* MEARNS) vor (BISHOPP und WOOD) und *C. everestianus* HIRST ist auf dem Mt. Everest in 4590 m Höhe gefunden worden. Zu berücksichtigen ist vor allem, daß es schon im Pliocän Europas feuchte und kühlere Örtlichkeiten gegeben hat (Frostspuren an fossilen Pflanzen, Flora und Fauna von Castle Eden siehe LESNE), so daß *marginatus* schon damals Gelegenheit hatte, seine Euryökie zu erproben.

Auffallend ist, daß eine Art mit den dargestellten Eigenschaften seit dem Zurückweichen des Eises in Deutschland nicht weiter nach Norden vorgedrungen ist und sich nur in dessen wärmsten Teilen hält. Das gleiche gilt für England, wo *marginatus* nördlich nur bis Wales gekommen ist. (Es sollte mich nicht wundern, wenn die Zecke vereinzelt noch an bestimmten Örtlichkeiten jenseits ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze entdeckt wird. Ein solches sporadisches Vorkommen, das

wir auch von anderen südlichen Tieren kennen, würde nicht schwer ins Gewicht fallen. Es ließe eventuell auf eine weitere Verbreitung nach Norden während des postglacialen Klimamaximums schließen.) Haben wir eine im Sinne ZIMMERS am Rande des Verbreitungsgebietes „kranke Art“ vor uns, bei der die Vermehrungsziffer sehr gering geworden ist und die sich bei uns nur an einigen für sie besonders günstigen Stellen noch hält? Ist auch für *C. marginatus* Wärmeliebe der Jugendstadien der Faktor, der eine Ausdehnung der Art nach Norden wegen zu kühler Sommer verhindert? Liegen hier die Verhältnisse ähnlich, wie sie APPELÖF (siehe HESSE S. 18) für *Astacus homarus* L. festgestellt hat, der an der norwegischen Westküste die Breite der Lofoten nach Norden nicht überschreitet, weil die Larven zu ihrer Entwicklung einer dort nicht vorhandenen Temperatur von 15—16° C bedürfen, die für Eier und Geschlechtstiere nicht erforderlich ist? Wahrscheinlich ist es mir nicht; eine besondere Wärmeliebe habe ich bei meinen früheren Zuchten nicht beobachten können, auch spricht das Vorkommen im frühen Postglacial wohl dagegen. Bemerkt habe ich aber bei den Jugendstadien ein gewisses Feuchtigkeitsbedürfnis. Hält man die Tiere eine Zeitlang trocken, so sammeln sie sich alle in kurzer Zeit auf einem Stück angefeuchteten Fließpapier an, das man in den Zuchtbehälter legt. Für Deutschland würde auch dieser Faktor wohl ausfallen. Auch sonst haben die Tiere selbst in den trockenen Gegenden, in denen sie vorkommen, wahrscheinlich stets genügende Feuchtigkeit, zumindest im Tau. Es wäre auch hier vor allem Larve und Nymphé in bezug auf ihr Feuchtigkeitsbedürfnis zu prüfen, und zwar besonders die vollgesogenen, vom Wirt abgefallenen. Über die Beschaffenheit der Schlupfwinkel dieser Tiere in der freien Natur sind wir leider außerordentlich schlecht unterrichtet, obwohl ihre genaue Kenntnis von besonderer Wichtigkeit wäre. Gerade bei den sonst unter sehr gleichartigen Bedingungen lebenden Parasiten werden die Einflüsse der Außenwelt auf die vollgesogenen Jugendstadien besonders stark einwirken, um so mehr als zu dieser Zeit die Umbildungsprozesse im Körper vor sich gehen. Man könnte an ähnliche Bedingtheiten denken, wie sie KLEINE (S. 233 u. 76) für *Chrysomela fastuosa* L. aufgedeckt hat. Die „Standpflanzen“ der Art gehören der Gattung *Galeopsis* an. Sie kommt aber auf dieser nur an solchen Standorten vor, wo der Boden eine bestimmte Feuchtigkeit und Bodenbeschaffenheit hat. Die Einschränkung des Wohnraumes geht hier von der freiliegenden Puppe aus, die eine gleichmäßige Feuchtigkeit braucht, um nicht zu vertrocknen. Diese wird ihr im feuchten Wald unter Laublagen usw. geboten, aber z. B. nicht auf feuchtem Acker, wo die Labiate oft massenhaft vorkommt.

Sowie ich lebendes Material von *Cynorhaestes* bekomme, sollen jedenfalls die ökologischen Bedingungen experimentell geprüft werden.

Anscheinend spielt der Feuchtigkeitsfaktor immerhin eine gewisse Rolle bei *marginatus*, wie das häufige Auftreten in Flußniederungen zu zeigen scheint. Aber ist es nicht vielleicht mehr das Wasserbedürfnis der Wirte als das der Zecken, welches die Parasiten häufig an die Flüsse bringt, wo dann auch die Jugendstadien, da sie auch Großsäuger befallen, leicht Gelegenheit haben, sich festzusetzen? Daß die Tiere jedenfalls an solche Örtlichkeiten nicht gebunden sind, geht aus ihrem Vorkommen etwa auf den dalmatinischen Inseln hervor, wo sie an ganz dürrn Stellen leben. Hier könnte die Meeresfeuchtigkeit vikariierend eintreten. Auffallend ist aber dann das Fehlen der Art an der kleinasiatisch-palästinensischen Küste und im westlichen Nordafrika, in Gebieten also, die zur selben Klimaprovinz gehören wie Teile des Mittelmeergebietes, in denen die Spezies häufig ist (siehe Abb. 3). Es ist mir daher unwahrscheinlich, daß das Fehlen in diesen Gegenden durch ökologische Schranken zu erklären ist. Kommen aber hauptsächlich die besprochenen erdgeschichtlichen Gründe in Betracht, dann hätten wir hier wie im Norden ein merkwürdiges Festhalten an den alten Verbreitungsgrenzen.

Ein solch zähes Beharren an erdgeschichtlich bedingten Schranken ist nun durchaus nicht einzigartig. Ich entnehme der gedankenreichen Arbeit CARADJAS über chinesische Kleinschmetterlinge folgendes Beispiel. Die chinesisch-indische Fauna macht bei den Krahbergen südlich von Tenasserim jäh halt und hat es nicht vermocht nach Süden vorzudringen und auf der malayischen Halbinsel Fuß zu fassen, geschweige denn die geringen Unterschiede zu verwischen, die zwischen ihr und ihrer Tochterfauna bestehen. Der gegenseitigen Durchdringung stellt sich gerade dort augenscheinlich kein Hindernis in den Weg; das Klima ist absolut das gleiche und dieselben zinnführenden Gesteine treten wie bei Tenasserim zutage, eine nur wenige Kilometer breite Alluvionsebene trennt beide Faunenareale. Nur allein in erdgeschichtlichem Geschehen kann nach dem Autor der Grund zu dermaßen anormalen biogeographischen und faunistischen Verhältnissen gesucht werden (S. 265). Über eine ähnliche nicht klimatisch, sondern erdgeschichtlich bedingte scharfe Trennungslinie zwischen paläarktischer und subtropischer Fauna bei Nanking siehe l. c. S. 270.

Kommen wir auf unsere Zecke zurück, so werden wir über ihre Verbreitung zusammenfassend sagen können: Die große Ausdehnung des Wohnareals von *Cynorhaestes marginatus* SULZER ist die Folge einer weit zurückliegenden Besiedlung, die Behauptung des eingenommenen Gebietes im Wechsel der Zeiten aber eine Folge seiner ausgesprochenen Euryökie und Euryphagie.

2. *Hyalomma marginatum* Koch.

Die bei *Cynorhaestes marginatus* SULZER geschilderten Verbreitungsverhältnisse werden nun erst in das rechte Licht gesetzt, wenn wir das Besiedlungsareal einer anderen Art zum Vergleich heranziehen, die man ebenfalls in das Schema „pontisch-mediterran“ zwängen könnte: *Hyalomma marginatum* KOCH. Von vornherein muß gesagt werden, daß diese Spezies offenbar stenothermer ist als der *Cynorhaestes*; die Nordgrenze ihrer Verbreitung liegt etwa auf dem 45. Breitengrad (Lago

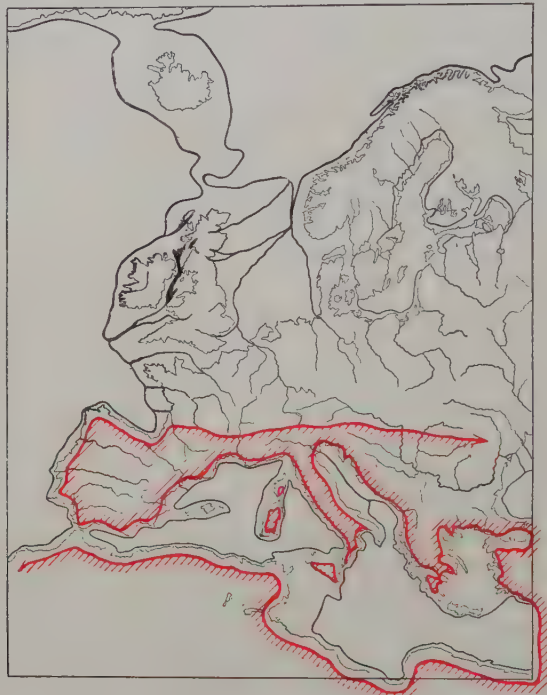


Abb. 4. Rot umgrenzt das Verbreitungsgebiet von *Hyalomma marginatum* KOCH. Die stärkeren schwarzen Linien geben die größte Ausdehnung des Landes während der Interglazialzeiten an.

Maggiore, Budapest, Falzfeinowo am Dnjepr). Die Gattung, der sie angehört, ist anscheinend eine sehr junge, die noch mitten in der Artbildung steht. Die meisten Spezies zeigen eine sehr starke geographische Rassenbildung und beträchtliche individuelle Variation; aus diesem Grunde ist das Genus von jeher die Crux der Zeckenforscher gewesen.

Aus dem Gesamtbereich von *H. marginatum* sind bisher an Unterarten festgelegt:

marginatum marginatum KOCH, Italien;

„ *brioniicum* P. SCH. und SCHLOTKE, Brioni (Insel), Istrien (Festland);

marginatum hispanum KOCH, Spanien;

„ *balcanicum* P. SCH. und SCHLOTTKE, von der Balkanhalbinsel ausstrahlend (Dalmatien, Ungarn, Südrubland, Kleinasien, Nordafrika usw.);

„ *olenevi* P. SCH. und SCHLOTTKE, Aserbeidschan, Armenien;

„ *annulipes* P. SCH. und SCHLOTTKE, Britisch-Nigeria.

Die Rassen sind sich im allgemeinen habituell sehr ähnlich, so daß die Zugehörigkeit zu *marginatum* ohne weiteres erkannt wird. Ich will daher hier die Verbreitung des Gesamtformenkreises schildern. Als

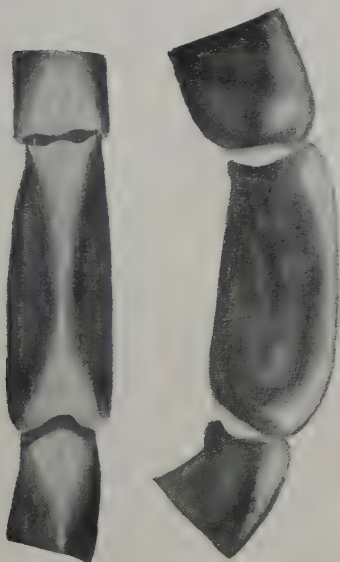


Abb. 5.

Abb. 5. Beinzeichnung (Aufsicht und Seitenansicht) eines nördlich des Äquators lebenden *Hyalomma (marginatum brionicum* P. SCH. u. SCHLOTTKE).

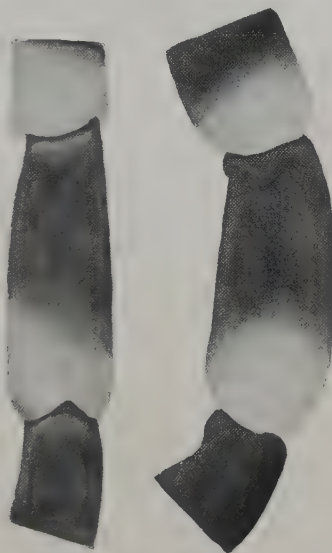


Abb. 6.

Abb. 6. Beinzeichnung eines südlich des Äquators lebenden *Hyalomma (impressum rufipes* KOCH).

Wirte für die Art kommen hauptsächlich Großsäuger in Betracht. Ein Blick auf die Karte (Abb. 4) zeigt eine geschlossene ringförmige Besiedlung des gesamten Mittelmeergebietes, von der nur an zwei Stellen Ausläufer abzweigen: Die Rasse *balcanicum* geht durch Südrubland bis Aserbeidschan und Armenien, um sich dort zu *marginatum olenevi* zu konsolidieren, während die nordafrikanischen Vertreter von *balcanicum* im Westen bis Britisch-Nigeria nach Süden vorgedrungen sind und dort eine Rasse mit scharf geringelten Beinen, *annulipes*, bilden. (Sie folgen damit einer allgemeinen Regel in der Gattung. Die Grundzeichnung der Beine besteht aus unscharfen hellen Ringeln um die Gelenke und einem mehr oder weniger deutlichen hellen Längsstrich an den Gliedern. Sie

kann hauptsächlich in der Weise abgeändert werden, daß die Zeichnung völlig schwindet, oder aber die Striche oder die schärfer gewordenen Ringe stellen das einzige Zeichnungselement dar. Der letzte Typus tritt uns als alleinige Zeichnung bei allen Formen entgegen, die in Afrika südlich des Äquators leben, und ist bei einigen Unterarten auch schon etwas oberhalb dieser Linie festzustellen (vgl. Abb. 5 u. 6). Wenden wir nun die historische Betrachtungsweise auf *Hyalomma marginatum* an, so ist eine derartige ringförmige Besiedlung des Mittelmeergebietes, wie sie hier vorliegt, für Tiere ohne aktive Ausbreitungsfähigkeit nur möglich gewesen in einer Zeit, die große Säugerwanderungen über europäisch-afrikanische Landbrücken brachte: im Interglacial! (siehe die Karte Abb. 4). Inselartige Reliktbestände jenseits der heutigen Nordgrenze, die auf eine weitere Ausdehnung nach Mitteleuropa in dieser warmen Zeit hindeuten könnten, sind nicht bekannt geworden.

Gerade im Vergleich mit der Verbreitung von *Cynorhaestes marginatus* bieten die Verhältnisse bei *H. marginatum* besonderes Interesse. Obwohl beide Großviehzecken im pontisch-mediterranen Gebiet weite Strecken gemeinsam bewohnen, ist die Gesamtverbreitung selbst hier eine wesentlich andere. Und ich glaube gezeigt zu haben, daß diese Unterschiede leicht verständlich werden unter dem Gesichtspunkt, daß die Hauptausbreitungszeit der beiden Spezies in verschiedenen geologischen Epochen lag¹. Damit scheint mir zum mindesten der heuristische Wert der historisch-geologischen Betrachtungsweise für die Erkenntnis der Ursachen heutiger Artverbreitungen bewiesen zu sein. In vielen Fällen wird man auf diese Weise ein Verständnis für die Verbreitung im ganzen bekommen, während beim Studium der Durchdringung des Gesamtareals mehr die Umwelteinflüsse als fördernde und hemmende Faktoren, und zwar je nach der ökologischen Valenz der Spezies in verschieden starkem Maße, in Rechnung zu stellen sein werden.

Literaturverzeichnis.

- Banks, N.:** A Revision of the *Ixodoidea*, or Ticks of the United States. U.S. Dept. of Agricult. Bur. of Entomology. Techn. Ser. No. 15, 1908. — **Belitzer, A. V.:** Pferdepiroplasmose in Rußland. Arch. Veterinärwiss. St. Petersburg 1 (1914) (russ.). Ref. siehe Rev. appl. Entom. (B), 2, 98 (1914). — Die Biologie von *Dermacentor reticulatus* F. und seine Rolle als Überträger der Pferdepiroplasmose. Russ. J. trop. Med. 5 (1927) (russ.). Ref. siehe Rev. appl. Entom. (B), 16, 77 (1928/29). — **Bishopp, F. C. and Wood, H. P.:** The Biology of some

¹ Wenn öfters gesagt wird, große Ausdehnung des Wohngebietes lasse auf hohes Alter schließen, so mag dies in vielen Fällen richtig sein. Man muß aber immer im Auge behalten, daß es vor allem darauf ankommt, in welcher Erdperiode einer Art Anlaß und Möglichkeit zur Ausbreitung gegeben wurde, und es können so jüngere Arten unter Umständen ein ebenso großes Areal bewohnen wie ältere.

North American Ticks of the Genus *Dermacentor*. Parasitology 6 (1913/14). — **Broch, Hj.**: Biographie vom Tier aus. Naturwiss. 13 (1925). — **Caradja, A.**: Über Chinas Pyraliden, Tortriciden, Tineiden nebst kurzen Betrachtungen, zu denen das Studium dieser Fauna Veranlassung gibt. (Eine bio-geographische Skizze.) Acad. Romana. Mem. Sect. Stiint., Ser. 3, 3, Mem. 7 (1925). — **Dönitz, W.**: Die wirtschaftlich wichtigen Zecken mit besonderer Berücksichtigung Afrikas. Leipzig: Johann Ambrosius Barth 1907. — **Dumeril, C.**: Tiques. In: Diction. des Sci. natur. 54. Strasbourg et Paris 1829. — **du Toit, P. J.**: Experimentelle Studien über die Pferdepiroplasmose. III. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 23 (1919). — **Enteman, W. M.**: Coloration in Polistes. Carnegie Inst. Publ. No 19 (1904). — **Hadwen, S.**: On „Tick-Paralysis“ in Sheep and Men following Bites of *Dermacentor venustus*. Parasitology 6 (1913/14). — **Hadwen, S. and Nuttall, G. H. F.**: Exper. Tick Paralysis in the Dog. Ebenda. — **Hermann, J. F.**: Mémoire apterilologique. Strasbourg 1804. — **Hesse, R.**: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924. — **Hirst, St.**: Notes on parasitic Acari. A: On some Species of Acari parasitic on Mammals and Birds in Great Britain. J. of zool. Res. 5 (1916). — Preliminary note on a new species of Tick of the genus *Dermacentor* from Mount Everest. Ann. Mag. natur. Hist. 17 (1926). — **Hooker, W. A., Bishopp, F. C. and Wood, H. P.**: The Life History and Bionomics of some North American Ticks. U. S. Dept. of Agricult. Bur. of Entomol., Bull. 106 (1912). — **Jhering, H. v.**: Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung. Zool. Anz. 36 (1903). — **Joleaud, L. et Lemoine, L.**: Les relations paléographiques de la Corse. In: Histoire du peuplement de la Corse. Paris: Paul Lechevalier 1926. — **Kleine, R.**: Biologische Untersuchungen an *Chrysomela fastuosa* L. Entomol. Bl. 9 (1913). — Die *Chrysomela*-Arten *fastuosa* L. und *polita* L. und ihre Beziehungen zu ihren Ersatz- und Standpflanzen. Z. Insektenbiol. 12 (1916). — **Kobelt, W.**: Die Fauna der meridionalen Subregion. Stud. zur Zoogeogr. 2. Wiesbaden: C. W. Kreideli 1898. — **Köppen, W.**: Die Klimate der Erde. Berlin und Leipzig 1923. — **Lesne, P.**: Sur une faunule coléoptérologique pliocène du nord de l'Angleterre. C. r. Acad. Sci. Paris 182 (1926). — **Marcus, E.**: Zur Frage der Tierv Verbreitung und pacifischen Landverbindung. Erg. Zool. 6, (1924). — **Marzino vski, E. J. und Bielitzer, A. W.**: Piroplasmose des Pferdes in Rußland und die Rolle der Zecke *Dermacentor reticulatus* bei ihrer Verbreitung. Z. Hyg. 63 (1909). — **Mertens, R.**: Zur Naturgeschichte der europäischen Unken. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 11 (1928). — Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzipes, dargestellt an einigen Reptilien und Amphibien. Senckenbergiana 10 (1928). — **Metcalf, M. M.**: The Opalinid Ciliate Infusorians. U. S. Nat. Mus., Bull. 120. Washington 1923. — The Bell Toads and their Opalinid Parasites. Amer. Naturalist 62 (1928). — **Noguchi, H.**: Etiology of Oroya Fever 5. The exper. Transmission of *Bartonella bacilliformis* by Ticks (*Darm. andersoni*). J. of exper. Med. 64 (1926). — **Nuttall, G. H. F.** etc.: Ticks. A Monograph of the Ixodoidea 2. Cambridge 1911. — Notes on the Biology of Ticks. Parasitology 7 (1915). — **Olenev, N. O.**: On the geogr. Distribution in the palaearct. Region of the Ticks *Dermacentor reticulatus* Fabr. and *D. niveus* Neum. Ebenda 19 (1927). — Über die Zecken *Dermacentor reticulatus* F. und *D. niveus* Neum. und die Übertragung der Pferdepiroplasmose durch sie. Prakt. Veter. 5/6. Moskau 1928 (russ.). Ref. siehe Rev. appl. Entom. (B) 16, 66 (1928/29). — **Paoli, G.**: Escursione zoologica del Dott. Enrico Festa nell' Isola di Rodi. XIV. Ixodoidea. Boll. Mus. Zool. ed Anat. comp. R. Univ. Torino, 1917, Nr 19, 32. — **Popov, V.**: Zur Biologie der Zecke *Dermacentor niveus* Neum. im Amurgebiet und im Fernen Osten. Défense des Plantes 5 (1928) (russ.). Ref. siehe Rev. appl. Entom. (B) 16, 202 (1928/29). — **Schille, F.**: Entomol. aus der Mammoth- und Rhinoceroszeit. Entomol. Z. 30.

Frankfurt a. M. 1916/17. — **Schulze, P.:** Endemisches Vorkommen einer mediterranen Zecke (*Derm. reticulatus* F.) in Deutschland. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **3** (1925). — Deutschlands Tierwelt zur Eiszeit und die Wiederbesiedlung im Postglacial. Mecklenb. Landes-Univers.-Ges., 2. Jber. (1926) 1927. — Beiträge zur Kenntnis der Zecken Europas. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. (1925) 1927. — **Schulze, P.** und **Schlottke, E.:** Bestimmungstabellen für das Zeckengen *Hyalomma* Koch s. str. Sitzgsber. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, dritte Folge, **2** (1927/28) 1929. — Seasonal Incidence of *Tularaemia* and Sources of Infection. Publ. Health Rep. **42**, Nr 48. Washington 1927. Ref. siehe Rev. appl. Entom. (B) **16**, 85 (1928/29). — **Skwarra, E.:** Mitteilung über das Vorkommen einer für Deutschland neuen Ameisenart *Formica uralensis* Ruzsky in Ostpreußen. Entomol. Mitt. **15** (1926). — **Stechow, E.:** Beiträge zur Natur- und Kulturgeschichte Lithauens und angrenzender Gebiete. Einleitung. Abh. bayr. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., Suppl.-Bd. München 1921. — **Steinbacher, F.:** Die Verbreitungsgebiete einiger europäischer Vogelarten als Ergebnis der geschichtlichen Entwicklung. J. f. Ornithol. **75** (1927). — **Stresemann, E.:** Über die europäischen Baumläufer. Verh. ornithol. Ges. in Bayern **14** (1919). — Nachtrag zur Verbreitung der Baumläufer, Schwanzmeisen und Gimpel. Ebenda. — **Stresemann, E.** und **Grote, H.:** Verbreitung und Gliederung afrikanischer Formenkreise. Verh. VI. internat. Ornithol.-Kongr. Kopenhagen (1926) 1928. — **Sulzer, J. H.:** Abgekürzte Geschichte der Insekten. Winterthur 1776. — **Walton, Ch. L.:** Some Results of a Survey of the agricult. Zool. of the Aberystwyth Area. Parasitology **10** (1917/18). — **Wolf, E.:** Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands. Verh. dtsh. zool. Ges. (1908). — **Zeller, H.:** Zum Vorkommen der Zecke *Hyalomma* in Deutschland. Berl. tierärztl. Wschr. **37** (1921). — **Zimmer, C.:** Über kranke Arten. Biol. Zbl. **48** (1928). — **Zittel, K. A. v.:** Handbuch der Paläontologie **2** (1881—85).

BIOLOGISCHE REISESTUDIEN IN SÜDAMERIKA.

XV. ZUR ÖKOLOGIE DER GROSSEN NAGER DES GRAN CHACO UND SEINER GRENZGEBIETE.

Von

HANS KRIEG

(München).

Mit 14 Textabbildungen, davon die Abb. 2—4, 6, 9, 12 und 14 nach Aufnahmen
von Dr. E. LINDNER (D. Ch.-Exp.).

(Eingegangen am 16. Juni 1929.)

Der Gran Chaco ist eine Tiefebene pampäanischen Charakters, eine von Gebirgen und Flüssen rechteckig eingerahmte nördliche Fortsetzung der mittellargentinischen Natur- und Kultursteppe. Er ist — mit Ausnahme seines östlichen Randes, welcher zur Überschwemmungszone des Paraguay gehört — im großen Ganzen als süßwasserarm zu bezeichnen. Große Sumpfgebiete in seinem Inneren sind Salzpflanzen mit mehr oder weniger halophiler Flora und Fauna.

Die Niederschlagsmengen sind sehr gering, der Wasserverlust durch Verdunstung sehr groß unter der Einwirkung trockener Südwinde und starker Sonnenbestrahlung. So kommt es, daß auch im tropischen Teil des Chacogebietes ein tropisch-üppiger Pflanzenwuchs nicht zur Entwicklung gelangt, obgleich derselbe pampäanische Boden weiter im Süden mit Recht für ganz besonders fruchtbar gilt.

Zwischen den Bergrücken und Bodenwellen des im Westen angrenzenden Randes der Anden und im Schutz des Winkels, welchen dieser Rand nördlich vom 18. Breitengrad bildet, ebenso in den gegen Südwind geschützten Tälern des Mittelgebirges von Chiquitos, welches den Chaco im Norden begrenzt — dort überall finden wir eine Flora von subtropischer und tropischer Üppigkeit. Und ein Gleiches gilt vom welligen Gebiet, das östlich vom Rio Paraguay liegt und welches — viel mehr als dieser mächtige Fluß selbst — auch den Ostrand des Chaco zu einer ziemlich scharfen pflanzen- und tiergeographischen Grenze stempelt. Die tropischen Einflüsse stufen sich an der West- und Ostgrenze des Chaco allmählich südwärts ab, entsprechend der Zunahme des Äquatorabstandes. Im Chaco selbst ist irgendwelche Abstufung kaum festzustellen, obgleich er sich über mehr als 10 Breitengrade erstreckt. Er ist geologisch und klimatisch, also auch floristisch und faunistisch (als Biotop) viel einheitlicher als seine Nachbargebiete.

Unter den elf Nagetierarten von mehr als Rattengröße, welche wir auf der Deutschen Chaco-Expedition feststellen und beobachten konnten, sind fünf unfähig, in den eigentlichen Chaco einzudringen: Aguti, Paka, Baumstachler und zwei Eichhörchenarten. Ihr Verbreitungsgebiet ist der mehr oder weniger feuchte subtropisch-tropische Hochwuchs- und

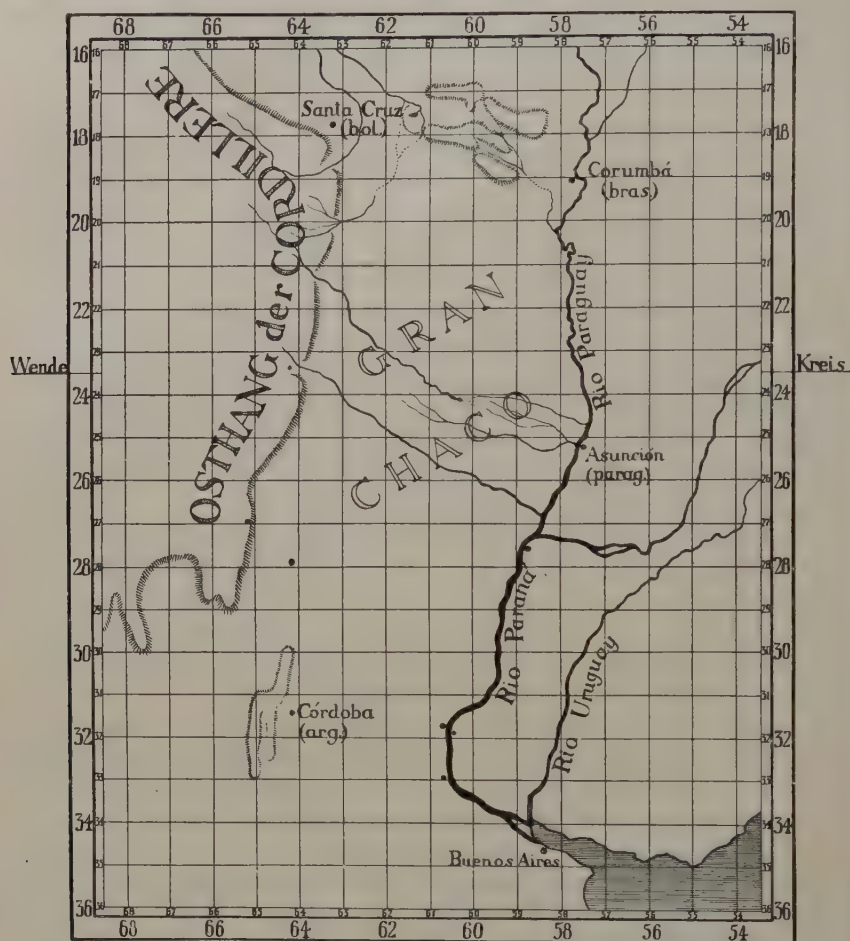


Abb. 1 Übersichtskarte des nördlichen Chaco und seiner Grenzgebiete.

Buschwald, wie er im Norden, Westen und Osten den „Chaco boreal“ umgreift. Es fällt auf, wie scharf sich ihre Wohngebiete gegen den Chaco absetzen, und zwar handelt es sich bei dreien von ihnen (Aguti und beide Eichhörchen) um Formen, welche bis dicht an den Chaco hin sehr häufig sind und dann jenseits der meist sehr klaren Milieugrenze ganz fehlen. Man kann alle diese Randformen als relativ hygrophil bzw. stenohygrisch

bezeichnen mit der allerdings schwerwiegenden Einschränkung, daß die Hygrophilie wohl keine im ganzen Umfang unmittelbare ist, sondern wenigstens zum Teil nur eine Abhängigkeit von hygrophilen Futterpflanzen. Dies gilt besonders für den Baumstachler und die Eichhörnchen. Ob eine direkte Abhängigkeit von einem bestimmten Wasserdampfgehalt der Luft besteht, kann noch nicht entschieden werden, wäre aber dem Experimente zugänglich (Messung des Verdunstungskoeffizienten). Das Paka scheint ausgesprochen stenotherm zu sein.

Von den übrigen sechs Arten, die wir alle auch weit im Inneren des Gran Chaco feststellen konnten, greife ich zunächst zwei heraus, das Capybara und den Sumpfbiber. Es handelt sich um Formen, deren Vorkommen abhängig ist vom Vorhandensein süßen oder nur wenig salzigen Wassers mit starkem Bewuchs. Gewässer ohne Wasservegetation, wie z. B. der Oberlauf des Pilcomayo, werden von ihnen nur sporadisch aufgesucht (Wanderung). Da der östliche Chaco an süßen Gewässern wenigstens während der Regen- und Überschwemmungsperiode reicher ist als die übrigen Teile, so sind diese beiden Formen hier verhältnismäßig häufig. Als an das Wasserleben angepaßte Formen brauchen sie nicht unbedingt im streng physiologischen Sinne (Wasserhaushalt des Körpers) hygrophil zu sein; aber wahrscheinlich sind sie es doch. Denn obgleich die Chacoluft recht trocken ist, sind gerade sie normalerweise in der Lage, Wasserverluste rasch auszugleichen.

Im scharfen Gegensatz zu diesen Wassernagern stehen drei Bewohner trockener Gebiete, also xerophile Formen; die Wühlnager Tukotuko und Viscacha und die Zwergmara. Sie finden ihr Milieu besonders im trockenen westlichen Chaco. Jede von diesen drei Formen beschränkt sich auf einen bestimmten gut definierbaren Lebensraum.

Außerdem werden noch zwei weitere Formen zu besprechen sein: das wilde Meerschweinchen und das südamerikanische Wildkaninchen. Sie sind beide weniger milieuhängig als die bisher genannten, obgleich auch sie, wie zu zeigen sein wird, gewisse Regionen bevorzugen.

Systematische Übersicht.

<i>Familie Caviidae:</i>	<i>Hydrochoerus capybara</i> ERXL., <i>Cavia leucopyga</i> BRANDT; <i>Dolichotis salinicola</i> BURM.
<i>Familie Agoutidae:</i>	<i>Dasyprocta aguti</i> L.; <i>Agouti paca</i> L.
<i>Familie Viscaciidae:</i>	<i>Viscacia viscacia</i> MOL.
<i>Familie Coëndidae:</i>	<i>Coëndu prehensilis</i> L. (BRANDTII JENT.).
<i>Familie Octodontidae:</i>	<i>Myocastor coypus</i> MOL.; <i>Ctenomys boliviensis</i> WATERH.
<i>Familie Sciuridae:</i>	<i>Sciurus Langsdorfii</i> (BRANDT.); <i>Querlinguetus</i> (<i>Sciurus</i>) <i>ingrami</i> THOS.
<i>Familie Leporidae:</i>	<i>Sylvilagus paraguensis</i> THOS.

Die Reihenfolge der folgenden Schilderungen richtet sich nach dem System.

Hydrochoerus capybara ERXL., *Capybara*, *Carpincho*.

Gesamtausbreitung ursprünglich Gebiete des Orinoco, Amazonas, Paraguay-Paraná. Die Südgrenze verschiebt sich durch Ausrottung nordwärts. Verbreitung im Chaco: in der Überschwemmungszone des östlichen Chaco überall häufig an stehenden und langsam fließenden Gewässern. Fehlt als Standwild am Pilcomayo westlich der Lagunen, die oberhalb der Patiño-Sümpfe liegen. Dieser Fluß ist, ehe er sich im mittleren Chaco in Lagunen und Sümpfe auflöst, tief, wie zwischen Mauern, in die pampäanischen Steilufer eingelassen, die er nur periodisch füllt oder überschreitet. Die Ungleichheit seines Wasserstandes und seine in Überschwemmungszeiten starke Strömung verhindert die Entwicklung von Wasserpflanzen. Die Hochufer tragen keine Grasnarbe und keinen tropischen Galeriewald, sondern nur den für den westlichen Chaco charakteristischen wintertrockenen Buschwald. Hier findet *Hydrochoerus* nicht die ihm zusagende Äsung (Gramineen und Wasserpflanzen) und nicht die notwendige Deckung im Wasser und unmittelbar am Ufer.

Am Rio Bermejo, dem südlichen Parallelfuß des Pilcomayo, den ich auf meiner ersten Reise kennen lernte, sind die Verhältnisse — entsprechend der Gleichheit der geologischen Voraussetzungen — sehr ähnlich. Aber in Höhe seines Mittellaufes im Chaco findet man in größerer oder geringerer Entfernung vom Fluß sogenannte „Rios muertos“, tote Flußschlingen, die nichts anderes sind als (oft kilometerlange) Reste des früheren Flußbettes, das sich bei allen durch pampäanischen Boden fließenden Flüssen fortwährend, teils allmählich, teils sprunghaft verlagert¹.

Diese „Rios muertos“ sind ideale Aufenthaltsorte für *Hydrochoerus*. Sie pflegen sehr stark verkrautet zu sein, ihre Oberfläche ist mit einem dicken Teppich schwimmender Wasserpflanzen (besonders *Salvinia*) bedeckt, und ihre Ufer haben im Laufe der Jahre den Charakter der alten, steilen Flußufer verloren, sind sanft geneigt, vielfach mit dichtem Buschwerk bestanden und gehen über in grasbestandene Präriestücke, die ihrerseits durch Gehölze unterbrochen sind.

Aber die *Carpinchos* fehlen auch nicht in den schilf- und papyrusbestandenen flachen Sümpfen, an welchen vor allem der östliche Teil jenes Landstreifens so reich ist, welcher zwischen Bermeyo und Pilcomayo liegt (Gobernación Formosa), und in deren nächster Umgebung dichter Busch oder Wald oft ganz fehlt. Dort bleiben die Tiere während der heißen Tageszeit im Sumpfe liegen, besonders an den Stellen, wo das Wasser unter den dichten, hohen Röhricht kühl bleibt, und treten gegen Abend auf die nahe Prärie zur Äsung aus.

¹ Ich werde darüber an anderer Stelle berichten.

An den Rios muertos des Bermejo traf ich zu jeder Tages- und Nachtzeit *Carpinchos* lagernd und äsend auf dem trockenen Land. In der Hauptsache halte ich sie aber doch für Tiere der Dämmerung und der Nacht. In der Nähe von menschlichen Siedlungen konnte ich beobachten, daß sie den Tag im Wasser ruhend verbrachten oder an Stellen lagen, von denen aus in einem einzigen Sprung das Wasser erreicht werden konnte. Bei der Estancia „La Fidelidad“ am mittleren Bermejo (Teuco) verläuft ein mehrere Kilometer langer, stark bewachsener und tiefer Rio muerto, an dem es sehr viele *Carpinchos* gab (erste Reise, 1923). Kurz ehe die Sonne unterging, verließen sie das Wasser; ich konnte dort mehrere Wochen lang etwa ein Dutzend der Tiere beobachten. Mit großer Regelmäßigkeit stiegen sie familienweise oder einzeln an bestimmten Stellen an Land, sonnten sich noch ein wenig, putzten sich und ästen sich dann allmählich den Hang hinauf auf die freie Prärie, wo sie mit Eintritt der Dunkelheit im hohen Gras verschwanden. Oft habe ich einzelne Tiere bei nächtlichen Streifen weitab vom Wasser aufgeschreckt. Sie wiederholten dann, zum Wasser laufend, mehrfach ihren kurzen, hustenden Schreckruf und stürzten sich schließlich mit lautem Platschen ins Wasser. Meist verschwanden sie zunächst spurlos darin, um dann an anderer Stelle nach langem Sichern vorsichtig wieder zu landen; manchmal tauchten sie aber sofort wieder auf, warnten wieder laut und zogen hörbar Witterung ein.

Als ich einmal bei Mondschein in der Nähe des Rio Bermejo im Gebüsch übernachtete, beobachtete ich zwei *Carpinchos*, die einander unter bellenden Lauten im Fluß verfolgten und miteinander zu raufen schienen. Vermutlich waren es zwei brünstige Männchen. Die ganze Nacht hindurch kamen sie kaum zur Ruhe, und erst gegen Morgen wurde ihr Geschrei von dem der Brüllaffen abgelöst.

Am Ufer waren ihre bevorzugten Landungsplätze am zertretenen Boden und an der sehr reichlich ausgestreuten dattelförmigen Losung leicht zu erkennen, und zwischen den Uferbüschen waren stark ausgetretene Wechsel. Auch im verfilzten dürren Schilf der Sümpfe fand ich des öfteren regelrechte Wechsel, die den Eindruck geschlossener Tunneln machten und den Tieren gute Deckung gegen Sicht boten.

Wie gesagt, meiden die *Carpinchos* im allgemeinen stark salziges Wasser, in dem es ihnen ja an Äsung fehlt. Im Riacho Portefío, einem sehr stark salzigen Wasserlauf, sahen wir nur zweimal *Carpinchos*, die vermutlich nur vorübergehend und zufällig dort waren. An einem Sumpf in der Nähe unseres Standlagers Tapikioló beobachteten wir zwischen einigen normal fahlbraunen Tieren ein eigentümlich dunkel rostbraun gefärbtes. Vielleicht war dieses vom Riacho negro herübergegewechselt, dessen Wasser zwar süß und klar, aber moorig dunkel war; es war also vielleicht keine echte Farbvarietät, sondern nur vom Moorwasser „imprägniert“.

Über die Fortpflanzung habe ich dem bisher Bekannten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Mehr als vier Junge konnte ich nie beobachten.

Die Jagd ist nicht schwierig, wenn man das gute Witterungsvermögen der Tiere berücksichtigt. Natürlich ist sie dort am leichtesten, wo sie selten behelligt werden. Die Toba- und Matacoindianer essen das Fleisch, ohne es allerdings sehr hoch einzuschätzen. Das Rippenstück schmeckt, wie ich selbst mehrfach feststellen konnte, als Spießbraten recht gut. Das Fell ist ein nicht zu unterschätzender Handelsartikel. Satteldecken aus *Carpincho*-Leder sind besonders bei den Rinderhirten Argentinien sehr beliebt; sie sind weich wie Samt und fühlen sich stets angenehm kühl an. Die Nachfrage nach *Carpincho*-Leder hat dazu geführt, daß die *Carpincho*-Jagd von manchen Leuten, vor allem von Guaraní-Mestizen, als Beruf betrieben wird. Diese anspruchslosen Leute hausen in einem Rancho inmitten guter *Carpincho*-Gebiete und jagen die Tiere mit Gewehren oder auch nur mit langen Spießen. Mit den letzteren töten sie die untergetauchten Tiere, die sie mit einer uns unverständlichen Sicherheit aufzufinden wissen. Ihr Verdienst ist sehr gering, denn die Rohhäute werden schlecht bezahlt. Die meisten Häute enthalten Narben und erweisen sich beim Gerben als minderwertig; meist werden die armen, weltfremden Jäger von den Zwischenhändlern übervorteilt. So kommt es, daß der Jäger für die rohe Haut vielleicht nur wenige Centavos bekommen hat, die als fertige Satteldecke bis zu 40 argentinische Papierpesos (etwa 68 Mark) kostet.

Nach meinen eigenen Beobachtungen kann der Schaden, den die *Carpinchos* in Maispflanzungen anrichten, recht beträchtlich sein. Wichtiger scheint mir aber in der Frage der Schädlichkeit folgendes zu sein: zu beiden Ufern des Rio Paraguay erzählten mir die Leute, daß die *Carpinchos* in bestimmten Jahren stark unter der Lendenlähme (*mal de cadera*) leiden, welche besonders in sumpfigen Gebieten des tropischen und subtropischen Südamerika in feuchten Jahren große Verheerung unter den Pferdebeständen verursacht. Es soll in den Jahren großer Pferdesterblichkeit stets auch eine starke Sterblichkeit der *Carpinchos* zu beobachten sein. Die Ätiologie dieser Krankheit ist noch nicht ganz klar. Vielleicht ist es eine durch Dipteren übertragene Piroplasmose (auch Wurminfektion wird angenommen). Sollte sich die bisher unbewiesene Annahme bestätigen, daß die *Carpinchos* die Träger dieser endemischen, nur gelegentlich wirklich katastrophal aufflackernden Seuche sind, so würde dies den Beginn eines Vernichtungskrieges gegen sie bedeuten.

Cavia leucopygia BRANDT.

„Cuice“ (span.), „Apereá“ (Guaraní).

Die wilden Meerschweinchen zeichnen sich in Südamerika durch eine ähnliche Ubiquität aus, wie die Kaninchen der Gattung *Sylvilagus*. Nur

erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Gattung *Cavia* noch bedeutend weiter, sowohl im gemäßigten Süden des ostandischen Südamerika, als auch in den Hängen der Anden. Trotz ihrer großen Verbreitung ist diese Gattung aber in der Hauptsache als tropisch-subtropisch anzusehen. Es ist deshalb verständlich, daß sie in den höheren, Schneefällen ausgesetzten Lagen der Anden weniger weit nach dem kälteren Süden geht, als in der pampäanischen Tiefebene; in deren mittelargentinischen Teilen fand ich sie auf meiner ersten Reise überall dort sehr häufig, wo im tiefen Kamp (campo bajo) die großen Büsche des Espartograses ihnen gute Deckung bot oder wo an Wegrändern und Eisenbahndämmen Buschwerk und Gestrüpp ihnen Unterschlupf gewährte. Über die Meerschweinchenjagd mit Feuer und Hunden in der argentinischen Provinz Santa Fé habe ich früher berichtet¹. Ich zitiere einige Sätze dieser Darstellung: „Die Flammen kommen näher. Da huschen graue Schatten zwischen den letzten noch stehenden Espartillos heraus, rennen am Rande entlang, verschwinden wieder. Zwei, fünf, ein Dutzend, kleine und große. Die Hunde stürmen winselnd hinein zwischen die Grasbüsche und verschwinden in den halmüberwölbten Gassen zwischen den einzelnen Strüngen, durchlaufen suchend die Irrwege der ausgetretenen Meerschweinchenwechsel, auf welchen es jetzt huscht und rennt, quietscht und murr. In steilen, hohen Sprüngen sieht man ab und zu einen der Hunde einem Meerschweinchen folgen, das sich immer wieder in einem Grasbusch versteckt, bis es schließlich in wilder Angst geradewegs ins Feuer rennt. Der Saum der hohen Gräser wird schmaler und schmaler. Was an Meerschweinchen noch lebt, verläßt die brennende Deckung und sucht sein Heil in der Flucht über freien Kamp. Viele entkommen zur nächsten Espartilloinsel, weil die Hunde im Fangen und Würgen nicht nachkommen und schließlich atemlos liegen bleiben.“

Die von der Deutschen Chaco-Expedition in Mittel- und Nordargentinien, Paraguay und Bolivien festgestellten wilden Meerschweinchen zeigten je nach der Gegend gewisse deutliche Unterschiede der Größe und Farbe. Auf sie hier einzugehen, hätte wenig Sinn. Die systematische Auswertung der von mir mitgebrachten Belegstücke (Zoologische Sammlung des Bayer. Staates, München) bleibt einem Bearbeiter überlassen, der durch Vergleich großer Serien die sehr unklare Systematik der Gattung *Cavia* hoffentlich in absehbarer Zeit klären wird. Übrigens scheint mir auch die individuelle Variabilität recht groß zu sein. Am Fuß der bolivianischen Anden schienen uns die Tiere ganz besonders zarthäutig zu sein. Unterwolle tragen sie auch dort nicht, obgleich die Temperatur des öfteren unter Null sinkt.

Die Meerschweinchen von Chiquitos (Nordgrenze des Gran Chaco)

¹ KRIEG: „Urwald und Kamp“. Stuttgart: Strecker und Schröder.

unterscheiden sich in ihrer Färbung prinzipiell von allen sonst von uns beobachteten. Ihre Oberseite zeigt ein rötliches Sandgelb, das in der Rückenmitte am dunkelsten und am reichsten mit Grau durchsetzt ist. Ihre Bauchseite zeigt ein ziemlich reines Crème-Weiß. Ihre Ohren sind hell. Neben ihnen wirken die Tiere aus Mittel- und Nordargentinien, dem Pilcomayogebiet und dem Fuß der Anden viel dunkler. Bei diesen haben die Rückenhaare eine breite schwarze Zone, der Bauch ist grauweiß, die Ohren dunkelgrau.

Die Meerschweinchen sind weder von bestimmter Feuchtigkeit oder Trockenheit der Luft abhängig, noch von einer bestimmten Beschaffenheit des Bodens (trocken — feucht, feinkörnig — steinig). Auch der Gehalt des Bodens an Salzen scheint für ihr Vorkommen unwesentlich zu sein. Ich fand sie ebenso gut in den deutlich salzigen Randzonen der abflußlosen Gebiete, wie in den vergleichsweise salzarmen Gegenden am Fuße der Anden oder im stark „ausgelaugten“ Überschwemmungsgebiet des Rio Paraguay. Sie schienen nur in den eigentlichen Salitrales zu fehlen, deren ausgesprochen halophile Flora mit ihrem sehr hohen Gehalt an Salzen den Tieren keine geeignete Äsung bietet.

Wie erwähnt, leben die Meerschweinchen im Mittelargentinien vielfach in den „campos bajos“, deren hoher, derber Graswuchs ihnen ebensovorte Deckung bietet, wie dichtes Buschwerk und Gestrüpp, das sie anderwärts z. B. in den hügeligen Teilen der Provinz Córdoba, bevorzugen. Im Chaco fanden wir fast nie Meerschweinchen im freien Kamp. Hier steht ihnen ja bessere Deckung zur Verfügung; es sind dies in erster Linie die dornigen Caraguatales (Bestände von Bromelia), in welchen auch *Sylvilagus* vorkommt, und das dichte, meist ebenfalls dornige Unterholz an den präriewärts sehenden Rändern der Galeriewälder und in den isolierten Gehölzen. Ich zweifle nicht daran, daß die Meerschweinchen sich gelegentlich Kühlen oder kleine Höhlen graben, doch habe ich dies nie einwandfrei feststellen können. Eigentliche Grabtiere sind sie so wenig, wie *Sylvilagus*. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß sie, in scharfem Gegensatz zu den sehr gut grabenden und unterirdisch lebenden Kammratten, so gerne im niederen Kamp leben, welcher der Überschwemmung ausgesetzt ist.

Innerhalb ihrer Deckungen und in deren nächster Umgebung treten die Meerschweinchen ein ganzes System von Wechsellagen oder Pässen aus. Soweit die Deckung reicht, sind sie entsprechend ihren kurzen Schlaf- und Wachrhythmen auch am Tage oft in lebhafter Bewegung, und man hört häufig ihr Murksen und Quieken. Wo sie unbehelligt bleiben, kann man sie am hellen Mittag von einer Deckung zur anderen rennen sehen. Auf längere Dauer sah ich sie das Gebüsch erst in der Dämmerung verlassen, um außen zu äsen. Sie halten dabei ziemlich genau Zeit und Ort ein und verhalten sich sehr ähnlich wie unsere Hasen, wenn sie abends am

Waldrand austreten. Sichernd kommen sie heraus, stets bereit, mit ein paar Sprüngen wieder zu verschwinden, beruhigen sich dann, putzen sich und laufen schließlich, wie es scheint recht zielbewußt, ihrer bekannten Äsungsstelle zu.

Ähnlich wie früher am Fuße der Sierra Chica von Córdoba (Argentinien), so fand ich auf dieser zweiten Reise am Fuße der bolivianischen Anden besonders viele Meerschweinchen überall dort, wo in und neben menschlichen Siedlungen dichtes Dornestrüpp die Wege umsäumt. Bei Cuevo (am Fuße der Anden) waren sie z. B. ganz ungemein häufig.

Wir haben im Chaco die Meerschweinchen meist am Abend mit unseren Vogelgewehren und Vogeldunst erlegt. Sie fallen sehr leicht.

Den bekannten Angaben von NEHRING über die Vermehrung ist nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Dolichotis salinicola BURM.

Im Oktober 1875 hat BURMEISTER in den Proceeding of the zoological Society of London eine kleine Form des „Pampashasen“ beschrieben, die er *Dolichotis salinicola* nannte. Die beiden Tiere, die er seiner Beschreibung zugrunde gelegt hat, stammten von Totoralejo und Recreo, zwei Stationen der damals neu gebauten zentralargentinischen Bahn. Sie liegen zwischen dem Nordteil der Serranías von Córdoba und dem Fuß der Anden am Rande eines abflußlosen Versalzungsgebietes, das auch heute noch als „Las Salinas“ bekannt ist und sich parallel zum Osthang der Anden durch pampäanisch-flache Teile der Provinzen La Rioja und Santiago del Estero von Nordosten nach Südwesten zieht. Später sind gelegentlich lebende *Dolichotis salinicola* im Tierhandel erschienen, über deren Herkunft nichts Näheres bekannt war. Neuerdings sind, wie mir Herr MERKLE-La Plata erzählte, einige Exemplare aus La Rioja nach La Plata gebracht worden.

Auf der Chaco-Expedition hatte ich nun reichlich Gelegenheit, diese Zwergmara (wie HECK sie nennt) zu beobachten und zu jagen, und zwar in Gebieten, aus welchen sie bisher nicht bekannt war, und welche teilweise vom Fundort der BURMEISTERSchen Typen immerhin 11 Breitengrade entfernt liegen.

Salinas und Salitrales findet man allenthalben innerhalb der pampäanischen Regionen Ostboliviens, Westparaguays und Argentinien vom 18. Grad südlicher Breite bis weit nach Mittelargentinien hinein. Sie bilden jeweils die tiefsten Teile abflußloser Gebiete und sind periodisch überschwemmte Verdunstungspfannen, deren Ausdehnung mehrere hundert Kilometer betragen kann.

In den eigentlichen Salzgebieten, die wir im Inneren des Gran Chaco kennen gelernt haben, und über die ich an anderer Stelle berichten will, fehlte *Dolichotis salinicola* vollständig. Ebensowenig fanden wir sie in

den Busch- und Graslandschaften des östlichen Chaco und in den Palmares (*Copernicia cerifera*), deren Boden ebenfalls eine Grasnarbe trägt. Dagegen fanden wir sie mit unfehlbarer Sicherheit in der wintertrockenen Buschwaldregion des westlichen Chaco überall dort, wo dem Boden jegliche Grasnarbe fehlt. Unter und zwischen den meist nur wenige Meter hohen Sträuchern (*Algarrobo* [*Prosopis* versch. Arten], *Chañar* [*Gourliaea decorticans*], *Brea* [*Caesalpina praecox*], *Espinillo* [*Acacia cavenia*], *Tusca* [*Acacia moniliformis*], Säulenkakteen [*Cereus*], Opuntien — also ausgesprochene Xerophyten-Vegetation!) tritt der blanke, harte und auf-



Abb. 2. Milieu der *Dolichotis salinicola* BURM. (Pilcomayo). Die Gestalt des Indianers gibt einen Maßstab für die Höhe der Leguminosen.

fallend helle Boden zutage, dessen Oberflächenschicht meines Erachtens als Trockenschlamm aufzufassen ist. Diese harte Oberflächenschicht ist sehr dünn, unter ihr liegt lockerer, bald mehr lößig-feinkörniger, bald mehr sandiger Grund, in dem man in verschiedener Tiefe noch weitere derartige Trockenschlammschichten älterer Herkunft feststellen kann (siehe Abb. 3).

Von einer bemerkenswerten Salzigkeit des Bodens kann hier keine Rede sein. Wir haben diese Landschaft zu beiden Seiten des Rio Pilcomayo oberhalb des Estero Patiño vorgefunden und sie in dem Bestreben, ihr wegen ihrer Prägnanz einen Namen zu geben, geradezu als „*Dolichotis*-Landschaft“ bezeichnet. *Dolichotis salinocola* ist ein sehr charakteristischer Teil dieses Milieus. Wir fanden sie nur in dieser Land-

schaft und zwar mit so großer Sicherheit, daß wir, sooft wir in *Dolichotis*-Landschaft kamen, überall die einzeln zerstreuten Losungen fanden, welche die Größe und Gestalt von Datteln haben.

Die *Dolichotis*-Landschaft liegt also flußaufwärts von der versalzten, abflußlosen Zone. Das Bett des Rio Pilcomayo ist mit senkrechten Steilufern tief in den steinlosen, plastischen Grund eingegraben, das süße Wasser des Flusses ist beladen mit den feinkörnigen Erdpartikeln des „Löß“ und hat die Farbe von Milchsokolade. Das Flußbett führt mit vielen engen Windungen von Westnordwest nach Ost-südost. Nur nach



Abb. 3. Milieu der *Dolichotis salinicola* BURM., mit dem Bett eines kleinen Wasserlaufes. Das Bild zeigt besonders deutlich die glatte obere Schicht (Trockenschlamm) und das darunter liegende sandig-lößige Erdreich.

besonders starken Regenfällen in der Kordillere tritt der Fluß über seine hohen Steilufer und überschwemmt weithin die buschbestandene Ebene. In solchen Überschwemmungsjahren dürften wohl die Trockenschlamm-schichten gebildet werden.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie am Pilcomayo fanden wir etwa 5 Breitengrade weiter im Norden, wo zwischen Santa Cruz de la Sierra und dem westlichen Teil des Mittelgebirges von Chiquitos eine zungenförmige Fortsetzung des Gran Chaco sich nach Norden zieht. Dies ist die Region des Monte Grande; sie stellt an manchen Stellen eine typische *Dolichotis*-Landschaft dar. Sie gehört zum Flußgebiet des Rio Grande, der im Gegensatz zum Pilcomayo nicht zum Paraguay-Paraná, sondern zum

Amazonenstrom fließt. Auch im Monte Grande fanden wir *Dolichotis salinicola*.



Abb. 4. *Dolichotis salinicola* BURM. Proportionsbild.

Dolichotis salinicola ist keineswegs eine Art Kümmerform der weit größeren *Dolichotis patagonica*. Sie ist genau so gut eine Anpassungsform an den wintertrockenen Buschwald, wie jene eine Anpassungsform an

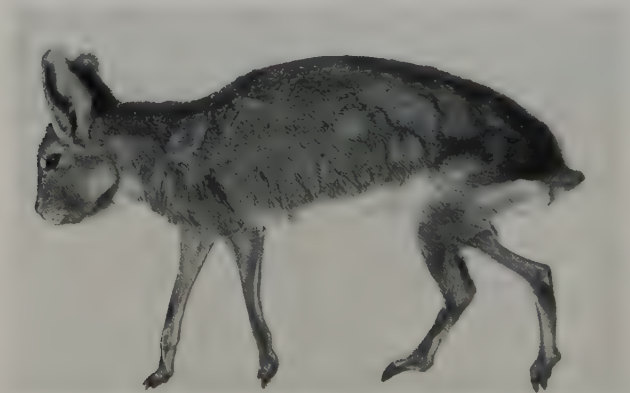


Abb. 5. *Dolichotis patagonica*, Proportionsbild eines weiblichen Tieres zum Vergleich.

die Buschpampa Patagoniens ist. Ebenso wie ihre Heimat Eigenschaften von Wald und Wüste in sich vereinigt, so zeigt auch diese Zwergmara sowohl Eigenschaften eines „Schlüpfers“, der, wie etwa das Aguti, an das

Leben im Busch angepaßt ist, als auch andere Eigenschaften, die als Anpassungen an die flüchtige Lebensweise in freiem, offenem Gelände aufzufassen sind. Auffallend ist, daß sie grasbewachsenen Boden im allgemeinen zu meiden scheint und nur zeitweise Stellen mit Graswuchs aufsucht, um zu äsen. Meist genügen ihr die Sprößlinge der Sträucher und die wenigen, während eines großen Teiles des Jahres derben und wasserarmen krautigen oder grasigen Gewächse, die weit zerstreut auf dem nackten Boden stehen. Übrigens habe ich auf meiner ersten Reise auch bei *Dolichotis patagonica* eine Vorliebe für „nackten“ Boden feststellen können. Ich sah sie relativ häufig östlich des Sees Nahuel Huapi in der südargentinischen Buschpampa, welche dort zwischen den Strünken der Büsche keinerlei Grasnarbe zeigt und oft mit der stark glimmerhaltigen Vulkanasche bedeckt ist, die durch den Wind von der Kordillere herübergetragen wird.

Außer der viel geringeren Größe ist *Dolichotis salinicola* vor allem durch das Fehlen eines weißen Spiegels von *Dolichotis patagonica* verschieden. Ich gebe hier zum Vergleich die wesentlichen Proportionen eines (nicht ganz erwachsenen) Weibchens von *Dolichotis patagonica* aus dem Zoologischen Garten Hellabrunn und die von zwei weiblichen Exemplaren der *Dolichotis salinicola* aus dem Gran Chaco. Die Belege befinden sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates in München (Häute, Skelette, einzelne Schädel).

I. *Dolichotis patagonica* ♀.

Gesamtlänge: Nase bis Schwanzspitze (Bandmaß) 73 cm.

Vordere Extremität	{ Oberarm . . .	10 cm
	{ Unterarm . . .	14 cm
	{ Mittelhand . .	4,7 cm
Hintere Extremität	{ Oberschenkel .	12 cm
	{ Unterschenkel .	16 cm
	{ Mittelfuß . . .	12,5 cm

II. *Dolichotis salinicola* ♀♀.

	A (Jungtier)	B (erwachsen)
Gesamtlänge	38 cm	46 cm
Vordere Extremität . .	{ Oberarm . . .	5,3 cm
	{ Unterarm . . .	6 „
	{ Mittelhand . . .	2 „
Hintere Extremität	{ Oberschenkel .	5 „
	{ Unterschenkel .	8 „
	{ Mittelfuß . . .	6,2 „

Bei *Dolichotis salinicola* fand ich stets an der Innenseite der Handwurzel ein ovales Feld, das mit kurzen, borstigen Haaren bestanden war und als Putzbürstchen aufzufassen ist (Abb. 7).

Ich habe diese *Dolichotis* nie in größeren Sippen beieinander gesehen, wie dies bei der patagonischen Form vorkommt, sondern meist paar-

weise, gelegentlich mit einem oder zwei Jungen. Im April fanden wir am *Pilcomayo* Weibchen mit ausgetragenen, sehr entwickelten Embryonen, deren Zahl nie mehr als zwei betrug. Sie sind keine Nachttiere, sondern häufig auch bei Tag in Bewegung, aber sie werden kurz vor Eintritt der Dämmerung auffallend lebhaft. In der Dämmerung wagen sie sich sehr nahe an besiedelte Orte heran, kommen auch auf die freien Plätze zwischen den Hütten, auf welchen meist einige Kräuter und Gräser wachsen. Im *Algarrobo*- und *Tusca*-Gebüsch dicht bei den Lehmhütten der kleinen Siedlung, die sich an das bolivianische Fortín Balli-



Abb. 6. *Dolichotis salinicola* BURM., Kopf.



Abb. 7. Rechte vordere Extremität von *Dolichotis salinicola* BURM. von innen mit dem Putzbürstchen.

vian (*Pilcomayo*) anlehnt, waren sie sehr häufig, ebenso in der Nähe jeder anderen Siedlung zwischen diesem Fortín und der Siedlung Villa Montes. Am Fuß der Anden fehlen sie, denn hier besitzt die Landschaft infolge des üppigen Bodenbewuchses nicht mehr die von ihnen gewünschten Eigenschaften.

Die Bewegungen der Zwergmara sind von der gleichen Eigenart wie die der patagonischen Mara: ein ruhiges, stelzendes Schreiten und hoppelndes Laufen. Wie die patagonische Form sitzt sie gerne aufrecht, nach Hundeart, auf den Hinterkeulen und legt wie die Känguruhs ihre langen Hinterbeine seitwärts, wenn sie ruhend auf dem Bauche liegt.

Dolichotis salinicola ist ihrer ganzen Gestalt nach kein Grabtier. Ein

von mir angeschossenes Jungtier flüchtete einmal in eine Erdhöhle, die ich für einen Bau der dort häufigen Viscacha hielt. Dies könnte immerhin zu der Annahme führen, daß sie, ähnlich wie *Dolichotis patagonia*, zur Satzzeit kleine Erdhöhlen anlegen oder verlassene Viscacha-Baue als Nester benutzen. Mehrmals jagte ich alte Tiere aus den Strünken der Büsche heraus, in welchen sie gesessen hatten.

Da die Indianer und Mischlinge auf ihr (übrigens recht gutes) Fleisch wenig Wert legen, bleiben die Tiere meist unbehelligt. Die Jagd war leicht, da die Tiere meist nicht sehr scheu waren. Der Gesichtssinn



Abb. 8. Schädel von *Dolichotis patagonica* und *Dolichotis salinicola* zum Vergleich. Der Schädel der ersteren stammt aus der Naturaliensammlung zu Stuttgart und mißt 13,5 cm.

scheint mir nicht sehr gut zu sein. Bei ungünstigem Winde wird ein stillstehender Mensch auch auf wenige Meter nicht erkannt. Geruchssinn und Gehör sind sehr fein. Wenn man sich im Buschwald geräuschvoll zwischen den dornigen Zweigen durcharbeitet, bekommt man kaum eine *Dolichotis* zu Gesicht; aber man findet sie leicht, wenn man gegen den Wind in gebückter Haltung unter den Zweigen durchschlüpft, wobei man oft auf ziemlich große Entfernung zwischen den dünnen Stämmchen den nackten Boden absuchen kann.

Dasyprocta aguti (azarae), *Aguti*, Goldhase (*aguti* auf Guarani).

Dasyprocta bewohnt in der Hauptsache das Amazonasgebiet, geht aber, wie zu zeigen sein wird, weit nach Süden.

Die Tatsache, daß manche Tierarten in den Chaco nicht einzudringen

vermögen, obgleich ihr Wohngebiet nicht nur an ihn angrenzt, sondern ihn geradezu umgreift, läßt sich am *Aguti* am besten zeigen. Es kommt in der den Chaco nördlich begrenzenden Region von Chiquitos recht häufig vor und ist dort als „hochí“ (sprich Hótschi) sehr bekannt und als Wildbret beliebt. Es ist häufig im Gebiet von Santa Cruz und Buena Vista, also jenseits der Nordwestecke des Chaco, und fehlt auch nicht in den Wäldern südlich von Santa Cruz, am Fuß der Anden. Dort wird es allerdings gegen Süden hin immer seltener. An der Stelle, wo der Rio Pilcomayo aus dem Gebirge tritt (Villa Montes) wird es nur noch selten angetroffen, doch liegt dort noch nicht seine südliche Verbreitungsgrenze. Diese Grenze zieht sich auch östlich des Chaco, also auf dem linken Ufer des Rio Paraguay, südwärts bis mindestens zum Alto Paraná hin.

Gelegentlich und vereinzelt werden *Agutis* auch auf dem rechten Ufer, also der Chacoseite, des Rio Paraguay angetroffen. Eigentlich bodenständig sind sie dort aber nicht, vielmehr handelt es sich bei diesen Tieren wohl mehr um Irrgäste, die (oder deren Mütter) vielleicht in Hochwasserzeiten auf das rechte Flußufer verschlagen worden sind.

Das Verbreitungsgebiet des *Aguti* umfaßt also, wenn wir vom Monte Grande, östlich St. Cruz, absehen, den nördlichen Teil der Chacoebene mit hufeisenförmiger Grenze. Es schließt sich vor allem den östlichen Trockengebieten viel inniger an, als das Verbreitungsgebiet des *Paka*. Im Gegensatz zum *Paka* bevorzugt es auch in Gebieten, wo beide vorkommen, viel mehr die einigermmaßen trockenen Geländeteile.

Wir haben die *Agutis* zwar zu jeder Tageszeit beobachtet, doch waren sie besonders häufig am Spätnachmittag und Abend zu sehen. Am ehesten kommt man auf sie zu Schuß, wenn sie bei Eintritt der kurzen Dämmerung über die Wege und Lichtungen der Dicketung dem Waldrand zustreben.

In Chiquitos fanden wir sie überall dort, wo Bestände von Motacú- und Cusipalmen standen. Sie scheinen deren Früchte sehr zu lieben. In San José de Chiquitos, wo anstelle der einst blühenden, später verlassenen Jesuitenmission heute nur noch eine recht unbedeutende Niederlassung von Indianern, Mischlingen und Weißen steht, kamen sie des Abends regelmäßig unter die einzelnen hohen Cusipalmen, die in der Umgebung der alten Missionsgebäude und im Friedhof stehen, um deren abgefallene Früchte zu äsen. Ihr gefährlichster Feind scheint dort der marderartige *Hurón grande* oder *Melero* (*Tayra barbara* L.) zu sein.

Agouti paca L., *Paka*.

Das *Paka* ist ein tropisches Tier, welches Trockengebiete und freien Kamp meidet. Es fehlt im ganzen Gebiet des Gran Chaco, konnte von uns auch am östlichen, den Chaco begrenzenden Hang der Anden nicht festgestellt werden. Dagegen kommt es sowohl nördlich, wie östlich vom

Chaco vor. Geht man von der an der Nordwestecke des Chaco gelegenen bolivianischen Stadt Santa Cruz de la Sierra noch weiter nach Nordwesten, gegen Buena Vista hin, so kommt man innerhalb eines einzigen Tages hinein in das üppige, feucht-tropische Urwaldgebiet, welches sich von Norden her bis an den hier westwärts umbiegenden Hang der Anden heranschiebt und dessen geologischer Untergrund nicht mehr pampäanisch genannt werden kann. Hochtropische Feuchtvegetation rückt von hier aus sogar tief in die nordwärts abfallenden Gebirgstäler, die sogenannten Yungas, hinein. In diesen Gegenden scheint das *Paka* ziemlich häufig zu sein. Wir fanden seine charakteristische Fährte überall dort, wo dichtes Buschwerk an die Mais-, Mandioka-, Süßkartoffel- und Zuckerrohrfelder angrenzte. Oft zeigten regelrechte Wechsel die Stellen an, wo die *Pakas* in der Nacht zur Äsung auf die Felder herauskamen.

Östlich von Santa Cruz schiebt sich eine halbinselartige Fortsetzung des trockenen Chacobusches, der „Monte Grande“, breit nach Nordwesten: hier fehlt das *Paka*. In der östlich davon liegenden Region von Chiquitos, die den Chaco im Norden begrenzt, steht in den gegen Südwinde geschützten, wasserführenden Senken tropische Vegetation, in den breiten Flächen, die weniger Windschutz bieten und deren schwache Wasserläufe in der Trockenzeit versiegen, steht die Vegetation des Chaco: Palmbestände von *Copernicia* und wintertrockener Leguminosenwald. Hier ist also eine Grenzregion, wie der Biologe sie nicht klarer wünschen kann. In dieser Grenzregion kommt das *Paka* vor, aber nur innerhalb der feuchttropischen Landschaft. Es scheint dort aber erheblich seltener zu sein als in der erwähnten Urwaldlandschaft bei Buena Vista, die viel prägnanter und einheitlicher ist.

Wie ist es nun an der östlichen Chacogrenze, also auf der linken Seite des Rio Paraguay? — Hier ist das *Paka* überall bekannt, im tropischen Norden mehr als im subtropischen Süden, in den kaum besiedelten Gebieten nördlich vom Rio Apa (gegen Matto Grosso hin) mehr als in den stärker besiedelten im mittleren und südlichen Teil von Paraguay. Ob der Alto Paraná, welcher die Grenze zwischen Paraguay und Argentinien bildet, die südliche Verbreitungsgrenze des *Paka* bildet, weiß ich nicht, bezweifle es aber; es dürfte in der argentinischen Provinz Misiones genau so zu finden sein, wie auf der paraguayischen Nordseite des Flusses. Das linksparaguayische Gebiet gehört geologisch größtenteils zur Region der „roten Erde“, die sich floristisch gegen den pampäanischen Chaco scharf abhebt. Diese geologisch-floristische Verschiedenheit scheint mir für die tiergeographische Abgrenzung viel wichtiger als der Paraguayfluß selbst.

Viscacia viscacia MOL., *Viscacha*.

Dieses sehr bekannte und oft beschriebene Tier bewohnt die Ebene des gemäßigten und subtropischen Südamerika östlich der Anden. Es

scheint den Wendekreis des Steinbocks an einigen Orten (z. B. Gran Chaco) nordwärts zu überschreiten. Es liebt trockenen, feinkörnigen Boden, wie er vor allem in der ganzen pampäanischen Region vorhanden ist.

Während die *Viscacha* beispielsweise in den stark besiedelten zentralen Teilen Argentiniens, in welchen sie vor 10—20 Jahren überall noch sehr häufig war, nahezu ausgerottet ist, findet man sie überall dort noch vor, wo die Wirtschaftsform noch sehr extensiv ist oder überhaupt keine Besiedelung stattgefunden hat.

Ich selbst habe *Viscacha*-Baue, sogenannte „*Viscacheras*“, auf meiner ersten Reise besonders häufig bei Potrero Garay auf der Pampa de Reartes gesehen, welche zwischen der Sierra Chica und der Sierra Grande von Córdoba liegt. Diese Pampa besteht aus pampäanischem „Löss“, der hier sekundär über den aus Gneis bestehenden gemeinsamen Sockel beider Gebirgszüge gelagert ist und dessen Tiefe gegen die Sierra Grande — also nach Westen hin — immer geringer wird.

Die *Viscacheras* sind dort weithin sichtbar als leicht hochgewölbte Stellen, auf welchen meist nur einzelne Büsche derben Grases stehen, sonst aber der gelbbraune Boden nackt zutage tritt. Das allgemeine Aussehen einer *Viscachera* erinnert an das eines Baues der Blattschneiderameisen, wie sie im Kamp Nordargentinens häufig sind. Es pflegen mehrere Eingänge in das aus einem ziemlich regellosen System von Höhlungen und Gängen bestehende Innere zu führen, welches nicht von vornherein nach einem bestimmten Bauplan angelegt, sondern nach Bedarf willkürlich ausgebaut zu werden pflegt. Die Eingänge führen im allgemeinen ziemlich steil nach unten und dann, mehr horizontal weiterlaufend, sehr bald in eine vordere Kammer, die von den Tieren in ruhigen Zeiten mit Vorliebe bewohnt zu werden scheint und aus welcher oft ihr Murren und Quieken zu vernehmen ist, besonders gegen Abend, kurz ehe die Zeit kommt, zu welcher sie herauskommen. Diese Zeit fand ich verschieden: an Orten, wo die Tiere nie behelligt werden, kommen sie bei gutem Büchsenlicht heraus, in unruhigen Gegenden, etwa in der Nähe eines vielbenützten Weges, erscheinen sie meist erst lange nach Eintritt der Dunkelheit. In der Pampa von Reartes konnte ich sie nur in hellen Mondnächten gut beobachten, wie sie sich in der Nähe der Schlupflöcher putzten, einander jagten, wobei sie mit dem Schwanze zuckten, wie wir dies von den Eichhörnchen und Kaninchen kennen — und wie sie sich dann allmählich äsend immer weiter vom Bau entfernten.

In der Sumpf- und Prärielandschaft des östlichen Chaco habe ich keine *Viscacheras* gesehen, doch ist es wohl möglich, daß sie an gewissen Stellen vorkommen, welche von Überschwemmungen nicht erreicht werden. Im trockenen westlichen Chaco (nördlich vom Rio Pilcomayo) konnte man an einem Tage Dutzende von *Viscacha*-Bauen bemerken.

Die *Viscacha* kommt hier überall dort vor, wo auch *Dolichotis salinicola* häufig ist, also im Gebiete des winterdürren Buschwaldes ohne Grasnarbe. Ich verweise auf die Schilderung dieser Landschaft bei der Besprechung von *Dolichotis salinicola*. In dieser Gegend hatten die Tiere über ihren Bauen eine Menge durrer Äste zusammengetragen, als ob sie damit die Baue verblenden wollten. Eine Anhäufung von Fremdkörpern vor dem Eingang, welche aus Mittelargentinien und Patagonien bekannt ist, konnte ich nie beobachten.

Dort, wo die *Viscachas* nicht verfolgt werden, gewöhnen sie sich sehr an die Nähe des Menschen, ja sie bevorzugen sogar die vegetationslosen Plätze bei menschlichen Siedlungen. So fand ich z. B. den kleinen Friedhof beim bolivianischen Fort Ballivian allenthalben durchsetzt von *Viscacha*-Bauen, ja sogar auf der „Plaza“ in dem kleinen Mischlingsdorf, das sich außerhalb dieses Forts entwickelt hat, sah ich stark befahrene *Viscacha*-Höhlen, deren Eingänge mit Vorliebe unten an der Außenwand der primitiven Lehmhütten lagen und unter den Boden der Hütten führten. In hellen Nächten sah ich mehrmals *Viscachas* recht vertraut auf der Plaza und zwischen den Hütten umherhoppeln, ohne die Hunde allzu sehr zu fürchten, und von den wenigen dürrtigen Pflanzen äsen. Allerdings kamen sie hier erst sehr spät in der Nacht aus ihren Bauen.

Während in den besiedelten Gebieten weiter im Süden die *Viscachas* zu den verhaßtesten Schädlingen des Ackerbaues und der intensiven Landwirtschaft gehören, weil ihre Baue und deren Umgebung große sterile Platten darstellen, haben sie im Chaco noch nicht zu Schädlingen werden können, da von regelrechter Besiedelung hier noch kaum die Rede sein kann. Sie werden nur von den Indianern gejagt. Entweder werden sie des Abends mit Pfeil und Bogen erlegt, oder werden sie — wo dies möglich ist — durch zugeleitetes Wasser aus den Bauen getrieben und dann von den Hunden gewürgt. Einmal fand ich (beim Stamme der Choroteindianer) einen kleinen dachsbeinigen Hund, der wohl als zufällige Mutante entstanden war, und von dem sein Besitzer stolz erzählte, er benütze ihn zum Heraustreiben der *Viscachas*. Die Indianer sengen den Tieren über dem Feuer die Haare ab, nehmen sie aus und braten sie dann ganz in der Haut am Spieß, den sie aus irgendeinem frischen Stock herstellen.

Weiter im Süden schienen mir gelegentlich Erdeulen (*Speothyto cunicularia*) leere *Viscacha*-Baue zu bewohnen, vielleicht auch einmal einen befahrenen Bau wenigstens vorübergehend während der heißesten Mittagsstunden als Unterstand zu benützen. Da *Speothyto* ein Tier der Prärie ist, fehlt es im Buschgebiet des Chaco. Dagegen liegt es nahe, daß gelegentlich einmal ein Gürteltier auf der Suche nach Deckung in das Loch einer *Viscachera* gerät. Ich konnte dies beim Kugelgürteltier beobachten. Im übrigen empfiehlt es sich, niemals mit der Hand in den

Eingang einer *Viscachera* hineinzugreifen, da es wohl möglich ist, daß Giftschlangen hier den Tag verschlafen.

Coëndu prehensilis L. (BRANDTII-JENT.), Greifstachler, Puerco-Espina
(= Stachelschwein) der Lateinamerikaner.

Die Baumstachelschweine sind Tiere des tropischen und — wenigstens in Südbrasilien und Paraguay — auch des subtropischen Hochwaldes. Die Südgrenze ihres Verbreitungsgebietes dürfte sich etwa mit der des *Aguti* decken. Wie beim *Aguti*, so ist auch bei ihnen ein Eindringen in den Chaco von uns nicht festgestellt worden; das Chacogebiet greift breit



Abb. 9. *Coëndu prehensilis* L. (BRANDTII JENT.) in Abwehrstellung mit gesträubten Stacheln.

und tief in ihre Verbreitzungszone hinein. Jenseits der Nordgrenze des Chaco, in Chiquitos, haben wir Greifstachler (*Coëndu prehensilis* L.) gejagt. In Paraguay links vom Paraguayfluß ist — nach Süden seltener werdend — eine nahe verwandte Art, der *Cuy* (*C. villosus* F. CUV.) bis an den Alto Parana bekannt. Ob dort auch *Coëndu prehensilis* vorkommt, weiß ich nicht, halte es aber für unwahrscheinlich. RENGGER erwähnt ihn in seinem Buch über die Säugetiere von Paraguay nicht. Auch in den Hochwaldgebieten am Fuß der Anden kommt ein *Coëndu* weit im Süden vor, doch konnten wir feststellen, daß er bei Villa Montes (also an der Austrittsstelle des Rio Pilcomayo aus der Cordillere) nur äußerst selten angetroffen wird. Es dürfte sich an diesem westlichen Chacorand um *Coëndu prehensilis* handeln. Wir konnten (weiter im Norden) nur diese Form selbst beobachten, deshalb bezieht sich mein Bericht auf sie.

Als blätterfressendes Baumtier ist der *Coëndu* mit den Brüllaffen und den Faultieren „ökologisch konvergent“. In seinem Temperament steht es etwa in der Mitte zwischen beiden. Seine Bewegungen im Gezweig sind bedächtig und vorsichtig, wie die der Brüllaffen, aber noch viel langsamer als bei diesen. Mit den Faultieren hat er die zähe Beständigkeit der Bewegungen gemeinsam, wirkt aber doch nicht so pedantisch und zwangsläufig, sondern immerhin erheblich rascher und impulsiver.

Von den Landstrichen, die den nördlichen Chaco umgrenzen, scheint mir die Region von Chiquitos am meisten Greifstachler zu beherbergen. Ausgesprochen häufig ist das Tier aber auch dort nicht. Allerdings ist zu bedenken, daß es bei Tage in den von Epiphyten bewachsenen Bäumen, in deren Astgabeln es zu sitzen pflegt, nur durch Zufall entdeckt wird. Es scheint fast nur bei Nacht unterwegs zu sein. In der Niederung nördlich von der alten Jesuitenmission San José de Chiquitos konnten wir innerhalb weniger Tage vier Exemplare erlegen. Die Begleitumstände dieser Jagden will ich kurz schildern, weil sie Schlüsse auf die Lebensweise der Greifstachler erlauben.

Wir befinden uns in der flachen Landschaft südlich des zu den Seranías de Chiquitos gehörigen Gebirgsstockes der Sierra de San Lorenzo. Vielfach gewundene, sich aufteilende und vereinigende „*Curichis*“ (etwa „Sumpfbäche“) durchziehen in der Hauptrichtung Nordwest oder West die Niederung. Diese *Curichis* sind stark verschlft und verkrautet, bilden nur hier und da kleine Lagunen mit freiem Wasserspiegel. An den meisten Stellen sind sie zur Zeit (Ende September) ausgetrocknet, nur hier und da trifft man noch auf meist sumpfige Wasseransammlungen. Es ist Ende der winterlichen Trockenzeit. Die *Curichis* sind von einem verschieden breiten Saum freien Geländes begleitet, der mit Gras, Staudengewächsen oder einzelnen Büschen (*Suncho*) bewachsen ist. Auf diesen Saum pflegt eine Art Galeriewald zu folgen, der, wie deutlich zu erkennen ist, in der Regenzeit vom Wasser erreicht und teilweise überschwemmt zu werden pflegt. Hinter diesem Waldgürtel stehen die Palmbestände (*Copernicia cerifera*), welche die Ebene zwischen den *Curichis* ausfüllen und so dieses ganze Gebiet zu einer eigentümlichen Übergangszone stempeln.

In den erwähnten Galeriewäldern, die eine sehr verschiedene Breite haben können, leben verschiedene Affenarten; dort findet man auch die *Coëndus*.

In einer sehr hellen Mondnacht des Monats September pirschten wir in einem ziemlich lockeren Galeriewald mit stattlichen Bäumen, die aber infolge der abnorm langen Dauer der Trockenzeit fast kahl waren. Das Gebell des uns begleitenden Hundes veranlaßte uns, weiter in den Wald einzudringen. Dort waren auf einer hohen Baumgruppe zerstreut dunkle Schatten zu erkennen, die wir als Brüllaffen ansprachen. Da wir Wert

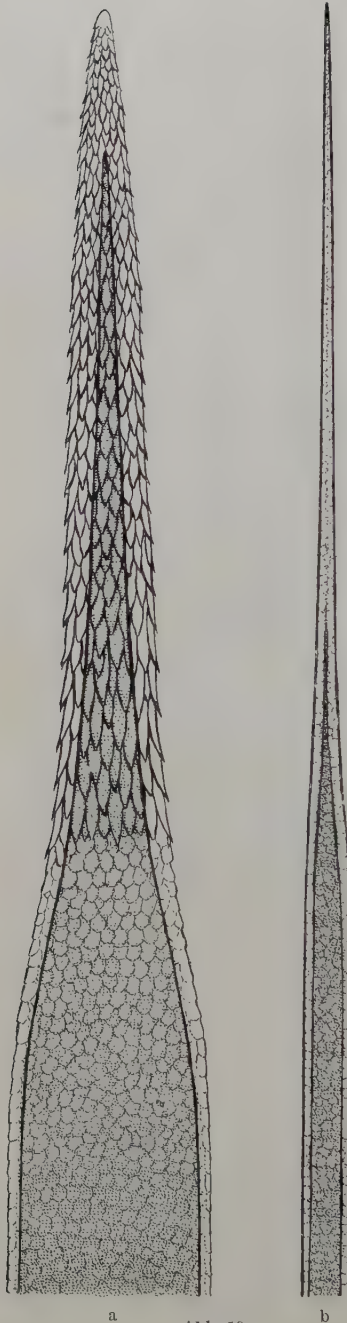


Abb. 10.

darauf legten, festzustellen, welche Brüllaffenart dort vorkommt, schossen wir zwei davon. Ein dritter Schatten, auf den ich zwei- oder dreimal schoß, wollte lange nicht fallen. Als er schließlich doch stürzte, fuhr der Hund darauf los ins Gebüsch hinein, um aber sofort heulend zurückzufahren. Er hatte einige *Coëndu*-Stacheln in der Nase stecken. Dieser Greifstachler hat also zwischen den Affen gegessen. Er war vermutlich von demselben Futterbaum angelockt worden. Eine, wenn auch noch so lockere, eigentliche Gemeinschaft zwischen den Affen, die Tagtiere sind, und dem Greifstachler, der vorwiegend bei Nacht in Bewegung ist, dürfte auszuscheiden sein.

Einige Tage später entdeckten wir in einem nicht sehr hohen Baum ein wenig über eichhörnchengroßes Tier von rostroter Farbe. Da es auf den Schuß oben hängen blieb, kletterte unser chiquitanischer Begleiter hinauf. Er warf es herunter, und wir erkannten es als einen jungen Greifstachler, dessen kurze Stacheln noch zwischen den langen Haaren seines roten Jugendkleides verborgen waren. Gleichzeitig sahen wir oben einen erwachsenen Greifstachler, der, ziemlich langsam von Ast zu Ast kletternd, entkommen wollte; es war ein weibliches Tier. Der Chiquitano entdeckte bald darauf in einer sehr geräumigen Asthöhle in etwa 6—7 m Höhe das Männchen. Es gelang ihm schließlich, das sich sträubende und

Abb. 10. Stachelspitzen vom *Coëndu*. a vom Rücken eines erwachsenen Tieres, b vom Scheitel eines Jungtieres.

laut schnaubende Tier am Schwanz zu packen, herauszuziehen und herunterzuwerfen; es war nun leicht am Schwanz festzuhalten, machte aber, wütend murrend und schnaubend, immer wieder den Versuch, mir an die Beine zu fahren. Immer wieder richtete es durch eine starke, ruckartige Kontraktion seiner Hautmuskulatur die Stacheln auf, besonders am Kopf. Es entstand dabei jedesmal ein rasselndes Geräusch, das aber nicht so stark war, wie wir es von Bodentachelschweinen (*Hystrix*) kennen. Bei den ersten derartigen Muskelkontraktionen wurden einzelne Stacheln fortgeschellt, der *Coëndu* „schoß“, doch schien mir der Vorrat derartig locker sitzender Stacheln bald erschöpft zu sein. Immerhin ist uns auch beim Abhäuten von *Coëndus* aufgefallen, daß viele

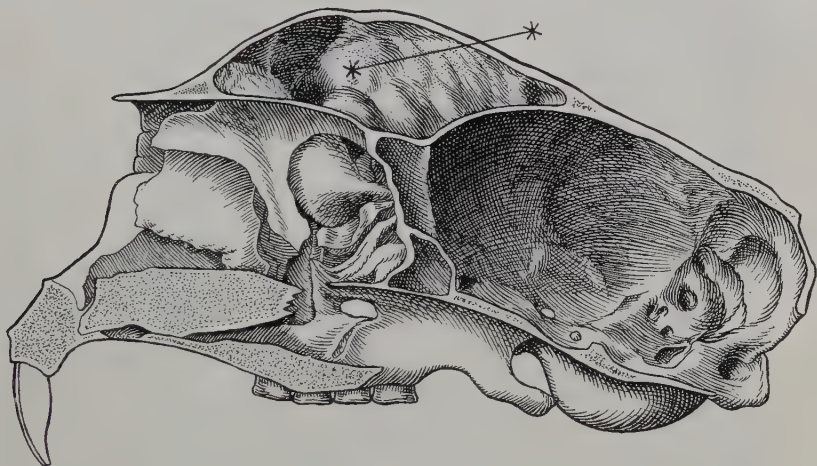


Abb. 11. Schädel eines erwachsenen *Coëndu*, etwas rechts von der Medianebene durchsägt zur Demonstration der Stirnhöhle. Die Scheidewand zwischen beiden Stirnhöhlen liegt streng in der Medianebene. Jede Höhle besteht aus zwei Kammern, von denen die medial vordere sich nach unten bis zum Os lacrimale erstreckt, die lateral hintere (auf der Abbildung geschlossene) bis zum Squamosum.

Stacheln so leicht ausfallen, daß man wohl verstehen kann, warum sie in der Haut eines Angreifers stecken bleiben, sobald sie mit der Spitze in sie eingedrungen sind. Die Tatsache, daß die Spitze so leicht haften bleibt und sich immer mehr einbohrt, beruht darauf, daß die von den verhornten Epithelzellen gebildeten Schüppchen des Oberhäutchens einander dachziegelartig überdecken, wobei ihre zugespitzten freien Ränder gegen die Stachelbasis gerichtet sind und besonders in der Nähe der Stachelspitze etwas aus der Oberfläche des Stachels hervorragen (siehe Abb. 10 a). Überdies stellt der Stachel an der Spitze einen schlanken Pfriem oder ein etwas abgeplattetes Stilett dar. Durch die alternierende Stellung der Schüppchenspitzen wird es möglich, daß ein ausgegangener Stachel in der Haut eines Feindes nicht nur hängen bleibt, sondern sich auch immer weiter in sie einbohrt.

Bei dem Jungtier waren, wie erwähnt, die Stacheln noch vom rötlichen Jugendhaar überdeckt. Nur an Stirn und Scheitel überragten sie das Haarkleid weit und ihre weißen Spitzen hoben sich deutlich ab. In der ganzen Kopf- und Halsregion waren die Stacheln schlanker als auf dem Rücken, ihre Spitze lief am Kopf besonders dünn, oft fadenartig und weich aus und zeigte keine Widerhakenbildung. Ich vermute, daß die fadenartigen Anhänge später abgestoßen werden und erst dann die Widerhaken im Oberhäutchen der nunmehrigen Stachelspitze sich ausbilden.

Die Greiffähigkeit des langen Schwanzes, dessen mit queren Schuppenplatten besetzte Greiffläche bekanntlich nach oben sieht, ist ziemlich groß, doch erreicht die Festigkeit des Griffes nicht jene des Brüllaffenschwanzes.

Myocastor coypus MOL., *Sumpfbiber*, „*Nutria*“.

Dieser Nager ist kein Tier der Tropen. Sein Wohngebiet liegt in der subtropischen und gemäßigten Zone Südamerikas. Ähnlich wie der *Carpincho* ist er an süßes oder wenig salziges, stehendes oder langsam fließendes Wasser gebunden, das reich an Pflanzen ist. Ich fand ihn in der argentinischen Provinz Santa Fé auf meiner ersten Reise in ausgedehnten, schilfbestandenen Flachsümpfen weitab von jeglichem Fluß und in den Altwässern, Nebenschlingen, Buchten und Sümpfen des Rio Paraná. HECK gibt als nördliche Verbreitungsgrenze den 24., als südliche den 43. Grad südlicher Breite an. Im östlichen Chaco liegt die Nordgrenze nach meiner Beobachtung erheblich weiter nördlich. In den Sumpfgebieten unmittelbar südlich vom 24. Breitengrad sind Sumpfbiber noch recht häufig; in den Sümpfen südöstlich vom Estero Patiño haben wir selbst Sumpfbiber (und Fischottern) mit Fallen gefangen.

Am Rio Paraguay sind sie zum mindesten bis Corumbá hin wohl bekannt. Über die weiter nördlich liegenden Gebiete habe ich kein eigenes Urteil. Westlich vom 61. Grad westlicher Länge konnten wir im Chaco nördlich des Bermejo keine Sumpfbiber mehr feststellen. Es fehlt dort an entsprechenden Wasseransammlungen. Die wenigen süßen, „aguadas permanentes“, welche isoliert im Trockengebiet liegen, scheinen von den Tieren, die ja zu großen Landwanderungen ungeeignet sind, nicht aufgesucht zu werden. Diese wenigen Wasserstellen werden zudem von den Indianern und dem zur Tränke kommenden größeren Wild (Sumpfhirsche, Spießhirsche, Wildschweine, Tapire, Jaguare, Pumas, Mähnenwölfe, Pampafüchse, Pampastraube usw.) in den Trockenzeiten stark beunruhigt.

Überall, wohin Weiße kommen, wird den Sumpfbibern ihres recht wertvollen Pelzes wegen eifrig mit Fallen nachgestellt. Man pflegt die Tellereisen innerhalb der Sumpfgebiete unter Wasser zu stellen und zwar

ohne Köder; besonders geeignet sind die Ränder der kleinen Gras- oder Schilfinselfen oder der einzelnen Grasbüsche, die aus dem Wasser hervorragen und leicht als bevorzugte Landungs- und Ruheplätze der Sumpfbiber zu erkennen sind. Man pflegt die Fallen so zu stellen, daß die in ihnen meist nur mit einer Extremität gefangenen Tiere ertrinken müssen. Ihre Ausrottung schreitet in besiedelten Gegenden rasch vorwärts.

Zwar habe ich — am Rio Paraná gegenüber Rosario de Santa Fé — in heller Mittagszeit Sumpfbiber beobachtet, die einander quiekend und murrend verfolgten, aber in der Hauptsache scheinen die Tiere bei Nacht munter zu sein. Reine Nachttiere sind sie keinesfalls, dagegen spricht



Abb. 12. Kopf eines halbwüchsigen *Myocastor coypus* MOL. Man erkennt die Schlitzform der Pupille.

auch ihr Verhalten in Gefangenschaft, das für sich allein betrachtet allerdings kein zuverlässiges Bild geben könnte. Die Tatsache, daß ihre Pupillen bei starker Belichtung die Form eines schmalen, senkrechten Schlitzes bilden (siehe Abb. 12) scheint mir nicht nur dafür zu sprechen, daß sie zum Nachtsehen geeignet sind, sondern zugleich auch dafür, daß die Tiere gewohnt sind, sich gelegentlich starker Belichtung auszusetzen. Auch die *Nutrias* haben, ähnlich wie die *Carpinchos*, im dichten Gewirre alten Schilfes Pässe, die geschlossene Tunneln bilden.

In den Überschwemmungsgebieten müssen die Tiere, ebenso wie die dort gelegentlich vorkommenden Gürteltiere der Gattung *Tatus* und die *Azara*-Füchse, auf Erdhöhlen verzichten. Sie machen dort ihre Nester in den Strüngen der über das Wasser herausragenden Grasbüsche oder Bromeliaceen.

Auf meiner ersten Reise habe ich zeitweilig altgefangene *Nutrias* lebend gehalten. Sie blieben böseartig und bissig und suchten sich aus ihrem Kistenkäfig durch nächtliches Nagen zu befreien. Ein Bekannter von mir hielt ein jung eingefangenes Paar frei im Hühnerhof. Sie waren sehr zutraulich, konnten durch Rufe jederzeit aus ihrem Versteck gelockt werden und richteten sich bettelnd an ihrem Pfleger hoch.

Ctenomys boliviensis WATERH. *Tukotuko*, Kammratte.

Die Kammratten sind Tiere südamerikanischer Trockengebiete. Ihre zahlreichen Arten fehlen also im allgemeinen den feuchttropischen Niederungen. Die Tatsache, daß die Gattung sich vom Flachland zum Gebirge, von den südlichen Teilen der Tropen bis nach Feuerland erstreckt, berechtigt uns, sie summarisch als eurytherm zu bezeichnen.

Auf meiner ersten Reise habe ich besonders im Gebiete des Rio Negro (nördl. Patagonien) und zwar an den trockenen Hängen nahe am Fluß den *Tukotuko* (*Ctenomys magellanica*) beobachten können. Der pampäische Boden ist dort vielfach locker von Kies durchsetzt.

Die von mir auf der zweiten Reise (Deutsche Chaco-Expedition) am häufigsten beobachtete Form ist von LEISEWITZ-München als *Ctenomys brasiliensis* BLAINV. bestimmt worden.

Es scheinen im Chacogebiet mindestens drei Arten von Kammratten vorzukommen, wenigstens nannten mir die Chulupindianer am Rio Pilcomayo drei Worte, die fraglos verschiedene Kammratten bezeichnen. Ein kleines Exemplar, das wir bei Fortin Esteros tot fanden, war auffallend hellgelblich gefärbt, konnte aber als Jungtier nicht sicher bestimmt werden. Auch eine Form mit weißen Nagezähnen ist von mir gesammelt worden. Die Bälge befinden sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München. Hier, wo es mir vor allem auf eine ökologische Darstellung ankommt, gehe ich auf die Systematik nicht gerne ein, da ich sie — wie bei vielen Säugern Südamerikas! — für noch nicht einwandfrei halte und die Verwirrung nicht vergrößern will. Ökologisch dürften die Kammratten des Chacogebietes kaum Unterschiede zeigen.

Das braune, stark metallisch glänzende Haarkleid der *Ctenomys brasiliensis* ist in der Kopf- und Rückenmitte reich an schwarzem Pigment und geht an der Unterseite in ein fahles Rötlichbraun über. In der Rückenmitte ist es scheitelartig geteilt. Die geringe Behaarung an den Füßen ist schmutzig gelblichweiß. Die Grabhand der vorderen Extremität trägt an den Fingern borstenartige Haare, die nach vorn gerichtet sind und an den drei mittleren Fingern die Krallenspitzen überragen können. Ähnliche Haare bilden an den Rändern der Vorder- und Hinterhand eigentümlich bürsten- oder kammartige Besätze.

Im Gran Chaco fand ich den *Tukotuko* gelegentlich gerade in solchen

Gegenden, wo wegen allzugroßer Trockenheit die Pflanzen- und Tierwelt, besonders dürrig war. Es waren dies meist flache, dem Auge kaum bemerkbare Bodenwellen mit feinkörnigem lößigsandigem Boden ohne zusammenhängende Grasnarbe und Humusschicht, sogenannte „Arenales“. Nie fand ich Kolonien von *Ctenomys* in Gebieten, welche periodischen Überschwemmungen ausgesetzt waren, also etwa in der Randregion des Estero Patiño, Wiralà und Palkoní und ihren östlichen Abflußgebieten zum Rio Paraguay (zwischen 60° westlicher Länge und Rio Paraguay bzw. $24\frac{1}{2}^{\circ}$ und $25\frac{1}{2}^{\circ}$ südlicher Breite). Nördlich davon fand ich einige Kolonien etwa bei 59° westlicher Länge und 23° südlicher Breite. Einige sehr große, je mehrere Quadratkilometer umfassende Kolonie sah ich in der Trockenzone des westlichen Chaco nördlich vom Rio Pilcomayo.

Das Aussehen solcher Kolonien ist etwa folgendes: schon aus einiger Entfernung fällt auf, daß der Pflanzenwuchs außerordentlich kümmer-



Abb. 13. *Ctenomys boliviensis* WATERH. $\frac{2}{5}$ nat. Größe. Skizze des Verfassers.

lich ist; einige kränkelnde, niedere Leguminosenbüsche, einige xerophytische Stauden und Hartgräser stehen zerstreut auf dem aperen Boden. Dieser Boden ist nicht glatt, wie anderwärts, sondern zeigt kleine Buckel und Vertiefungen, Folgen der Wühlarbeit der *Ctenomys*. Es ist fast unmöglich, über eine dicht besiedelte Kolonie hinwegzureiten, und auch der Fußgänger bricht immer wieder ein. Die Decke der Baue und Gänge ist von sehr geringer Tragfähigkeit, erstens wegen der lockeren Beschaffenheit des Erdreichs, zweitens wegen der oberflächlichen Lage der Höhlungen. Bei den *Ctenomys*-Kolonien im nördlichen Patagonien schien mir die Tragfähigkeit viel größer infolge der größeren Festigkeit des Erdreichs. Offene Schlupflöcher sind selten zu sehen, sei es weil die Tiere sie selbst verschließen wenn sie im Bau sind, sei es, weil das lockere Erdreich leicht wieder einfällt.

Sehr selten sind am Tage Tiere außerhalb der Baue zu sehen. Ich vermute, daß sie überhaupt nur selten das Erdreich verlassen. Die Chacoindianer jagen sie mit Pfeil und Bogen auf folgende Weise: sie stellen

sich mit der ihnen eigenen Geduld in einem sichtlich dicht besiedelten Teil der Kolonie auf und schießen auf kürzeste Entfernung in das Erdreich hinein, sobald es durch ein besonders oberflächlich wühlendes Tier bewegt wird. Oft geht der Schuß auf die unsichtbare Beute fehl, aber manchmal bleibt doch ein *Tukotuko* am Pfeil hängen und kann leicht herausgeholt werden.

Von großem tiergeographischem Interesse ist die Tatsache, daß in der Nähe der Nordwestecke des Gran Chaco, in der feuchttropischen Region bei Buena Vista (etwa 50—80 km nordwestlich von Santa Cruz de la Sierra in Bolivien) eine schwarze Lokalform der *Ctenomys brasiliensis* vorkommt, *Ctenomys brasiliensis steinbachi*. Auch sie ist aber an relativ trockenes Erdreich gebunden.

Die dunkelbraune Grundform fehlt dort vollständig. Die Frage, ob es sich bei diesen Melanismen um eine unmittelbare Milieubewirkung (Luftfeuchtigkeit) handelt, kann noch nicht entschieden werden. Bekannt ist ja, daß hohe Luftfeuchtigkeit das Auftreten von Melanismen zu begünstigen scheint. Nach einem Balg, den mir Herr STEINBACH in Buena Vista geschenkt hat, und der sich jetzt in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates in München befindet, beschreibe ich hier die Färbung dieser melanistischen Form: die dem Licht zugekehrten Flächen sind schwarz mit metallisch rötlichem Schimmer, die kurzen Haare auf dem Rücken von Hand und Fuß gelbrot, die büstenartigen Säume an den Extremitäten blaß gelblich, ebenso die dürtige Behaarung am Schwanz. Die Unterseite von Kopf und Körper ist grau mit gelbem Schimmer, in der Mandibular- und Sternalregion bestehen dunkelgraue verwaschene Querbinden, deren letztere in eine Längsbinde übergeht, die sich von der Mitte der Brustregion rückwärts erstreckt und am Bauch allmählich verliert.

Bei der Dürftigkeit des Pflanzenwuchses über den Kammrattenkolonien fragt man sich, wovon diese Tiere eigentlich leben. Auch TSCHUDI hat angesichts der Kolonien einer andinen Form diese Frage aufgeworfen. Daß Wurzeln ihre Hauptnahrung bilden, kann man als sicher annehmen, da man sie sonst öfter an der Oberfläche sehen oder mehr Fährten und Losungen von ihnen finden müßte. Ich vermute, daß die Individuenzahl einer Kolonie viel kleiner ist, als man dies nach deren Ausdehnung und ihrem regellos durchwühlten Aussehen zunächst annehmen möchte, daß also der gesamte Futterbedarf ihrer Bevölkerung nicht allzu groß ist. Zudem ist wohl anzunehmen, daß die Grenzen jeder Kolonie etwas wechseln, so daß immer wieder in einzelnen Teilen der Pflanzenwuchs Zeit hat, sich etwas zu erholen. Ein eigentliches allmähliches „Wandern“ der ganzen Kolonie dürfte meist kaum in Betracht kommen, weil die Gebiete, wie sie der *Tukotuko* braucht, meist (wenigstens im Chaco) in ihrer Ausdehnung begrenzt sind durch dichten Busch-

wald oder Überschwemmungsland. Daß Einzeltiere oder ganze Bevölkerungsüberschüsse auswandern und neue Kolonien gründen, ist als selbstverständlich anzunehmen.

Eichhörnchen.

Die südamerikanischen Arten der Gattung *Sciurus* beschränken sich auf die Waldgebiete der Tropen und Subtropen.

Mir selbst sind bis jetzt nur zwei Arten aus eigener Erfahrung bekannt: *Sciurus Langsdorffi* BRANDT und

Querlinguetus (Sciurus ingrami) THOS.¹, beide aus dem Gebiet von Chiquitos. Von der ersten Art ist sowohl

aus der Umgebung von Santa Cruz de la Sierra, als auch von Corumbá je eine Unterart beschrieben worden. Chiquitos liegt zwischen diesen beiden Gebieten. Die dort von mir

gesammelten Belegstücke, die sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München, befinden, zeigen eine zu große Variabilität der Färbung, als daß es zu rechtfertigen wäre, sie

zu einer dieser beschriebenen Unterarten zu stellen, deren Aufstellung bei der bekannten, vermutlich milieubedingten Variabilität der Färbung mancher *Sciuriden* vielleicht gar nicht berechtigt ist. Auch kleine Unterschiede der Größe, besonders auch der Länge des Schädels, mögen zwar für den Ökologen recht interessant sein, geben aber meines Erachtens dem Systematiker keinen Anlaß zur Aufstellung von Unterarten².



Abb. 14. Typische Landschaft für das Vorkommen von *Sciurus Langsdorffi* BRANDT und *Querlinguetus (Sciurus ingrami)* THOS. mit *Motacü*-Palmen.

¹ Bestimmt durch Herrn Prof. Dr. LEISEWITZ (München) nach dem von der Chaco-Expedition mitgebrachten Material der Zoologischen Staatssammlung München. ² Siehe die Arbeit von ALLEN in Bull. amer. Mus. 1915.

Diese beiden auf der Chacoexpedition beobachteten und erlegten Eichhörnchenarten fügen sich gut in das tiergeographische Bild ein, denn sie sind ähnlich wie etwa das *Aguti* bis dicht an die Grenze des Chacogebietes recht häufig, fehlen aber im Chaco selbst vollkommen. Auffallend ist nur, daß ihr Verbreitungsgebiet nicht (wie das der anderen hier besprochenen Nager) den nördlichen Chaco hufeisenförmig umfaßt, sondern nur an der eigentlichen Nordgrenze (zwischen Santa Cruz bzw. Buena Vista und Corumbà) an den Chaco heranreicht.

Die Ursache liegt wohl hauptsächlich darin, daß auch gewisse Palmenarten, von deren Früchten diese Hörnchen vorzugsweise leben, diese Grenze nicht oder kaum zu überschreiten scheinen. Vor allem ist hierbei die *Matacú*-Palme zu erwähnen.

Wir haben sie in Chiquitos ausschließlich dort vorgefunden, wo größere, einigermaßen zusammenhängende Bestände dieser Palme waren. Meist entdeckten wir die Tiere auf und zwischen den Palmblättern und häufig gelang es ihnen, sich im Inneren einer Palmkrone jeder Verfolgung zu entziehen. Bemerkenswert scheint mir aber die kaum verständliche Tatsache, daß sich mehrmals Eichhörnchen der Art *Sciurus Langsdorffi* BRANDT bei unserem Herannahen auf den Boden flüchteten, wo sie von den Hunden gegriffen werden konnten. Diese Gewohnheit war einem Mestizen, mit dem zusammen wir nicht selten gejagt haben, gut bekannt.

Sylvilagus paraguensis THOS., auf Guarani-indianisch *Tapiti*.

Im ganzen Gran Chaco und allen ihn im Westen, Norden und Osten umgebenden Länderstrichen kommt diese Kaninchenart vor. Ich selbst fand sie auf meiner ersten Reise nicht selten an manchen Stellen südlich und nördlich des Rio Bermejo (Chaco) und auch auf der zweiten Reise vermißten wir sie nur innerhalb der Versalzungsgebiete. Wir fanden sie in der Parklandschaft des östlichen Chaco besonders am Rand der Gehölze und Buschinseln, sowie in den Palmwäldern. Sie fehlte auch nicht im Trockenbusch des westlichen Chaco, in den Wäldern am Fuß der Anden, im Gebiet von Chiquitos, welches den Gran Chaco im Norden begrenzt. In Paraguay links vom Paraguayfluß ist das *Tapiti* ebenfalls allgemein bekannt. Man findet es auf hohem, trockenem Land, aber auch im Überschwemmungsbereich der Sümpfe. Da es sich keinen Bau gräbt, so ist sein Vorkommen abhängig von den Deckungsmöglichkeiten, die sich ihm bieten. Es ist in dieser Hinsicht nicht wählerisch. Im Bermejogebiet habe ich an einer bestimmten Stelle längere Zeit ein Kaninchen beobachtet, das in einer Erdhöhle zwischen den Wurzeln eines Baumstrunkes seine Sasse hatte. In den periodisch überschwemmten Gebieten des Chaco benützt es als Deckung ganz besonders gerne die undurchdringlich stacheligen Caraguatales, d. h. die dichten Bestände der Bromeliaceen

(besonders *Bromelia serra*), die in den Montes (Gehölzen) zusammenhängende Rasen bilden. Hier scheinen sie sich mit Recht sehr sicher zu fühlen. Ich erinnere mich, daß ich einmal bei der Verfolgung eines angeschossenen Sumpfhirsches, der in ein Gehölz geflüchtet war, in einen Caraguatal geriet und schließlich in der jedem Chacojäger bekannten Weise „festhing“. Dabei entdeckte ich ein *Tapití*, das fast auf Reichweite vor mir zwischen den Bromelien saß, ohne sich durch meine Bewegungen stören zu lassen. Während wir im allgemeinen diese Kaninchen nur gelegentlich fanden, trafen wir sie bei der früheren Jesuitenmission San José de Chiquitos ungemein häufig an. Der Wald bei San José bot damals (im Monat September, also gegen Ende der Trockenzeit) das Bild eines Trockenwaldes, ist aber erheblich stattlicher als der Trockenbuschwald des östlichen Chaco. Die Indianer- und Mestizenjungen fingen für uns dort eifrig Eidechsen mit ihren Schleudern und erwischten dabei häufig auch Kaninchen, die sie zum Teil lebend brachten. Einige weibliche Tiere enthielten geburtsreife Föten, deren Zahl nie mehr als vier betrug.

Autorenverzeichnis.

- BISCHOFF, H. und W. ULRICH. Über einen Gynander der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* RETZ.). Nebst einigen Bemerkungen über die normalen Artvertreter. S. 213.
- BOETTGER, CAESAR R. Eingeschleppte Tiere in Berliner Gewächshäusern. S. 674.
- DU BOIS, A. M. Morphologische Untersuchungen über die Variationen und die Abnormitäten des Kopulationsapparates intersexueller Weibchen von *Lymantria dispar* L. S. 447.
- FEDOTOV, D. M. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Myzostomiden. S. 156.
- GOLOWINSKAJA, X., siehe P. KOSMINSKY und X. GOLOWINSKAJA.
- KAHL, ALFRED. Persönliche Erwiderung auf WETZEL's Kritik an meiner Bearbeitung der Gattung *Metopus* (*Infusoria heterotricha*). S. 723.
- KÄSTNER, A. Untersuchungen zur Lebensweise und Bekämpfung der Zwiebelfliege (*Hylemyia antiqua* MEIGEN). II. Teil. Morphologie und Biologie. S. 363.
- KEMPER, HEINRICH. Beitrag zur Kenntnis des Stinkapparates von *Cimex lectularius* L. S. 524.
- KOSMINSKY, P. und X. GOLOWINSKAJA. Zur Morphologie des Geschlechtsapparats der Lepidopteren. S. 459.
- KRIEG, HANS. Biologische Reisestudien in Südamerika. XV. Zur Ökologie der großen Nager des Gran Chaco und seiner Grenzgebiete. S. 755.
- LEBEDINSKY, N. G. Berichtigung. S. 546.
- LUNDBLAD, O. Einiges über die Kopulation bei *Aturus scaber* und *Midea orbiculata*. S. 474.
- Über den Begattungsvorgang bei einigen *Arrhenurus*-Arten. S. 705.
- MAX, EDUARD. Beiträge zur Kenntnis der Hartteile der Terebrantiden (Moll. Lamellibr.). S. 559.
- MÜLLER, G. W. Die Ernährung einiger Trichuroideen. S. 192.
- ROTARIDES, M. Über die Formen der Pigmentgruppierung in der Lungendecke der beschalteten Landpulmonaten, die Rolle des Pigments in der Schalenbildung. S. 309.
- SCHULZE, PAUL. Die heutige Verbreitung einzelner Tierarten im Lichte der erdgeschichtlichen Vergangenheit. (Besonders der Zecken *Dermacentor reticulatus* Auct. und *Hyalomma marginatum* KOCH.) S. 735.
- SCHUMACHER, SIEGMUND. Zur Mechanik und Verwendungsart des Schnepfenschnabels. S. 90.
- STÄGER, ROBERT. Weitere Beiträge zur Biologie mediterraner Ameisen. S. 423.
- STAMMER, HANS-JÜRGEN. Die Symbiose der Lagriiden (Coleoptera). S. 1.
- Die Bakteriensymbiose der Trypetiden (Diptera). S. 481.
- STEINER, G. On the gross morphology of *Acrobeles* (*Acrobeles*) *crossotus* n. sp. (*Rhabditidae*, *Nematodes*) found in diseased bulbs of *Iris tingitana* BOISS. and REUT. with remarks on its ecology and life cycle. S. 547.
- ULRICH, W., siehe H. BISCHOFF und W. ULRICH.
- VERHOEFF, KARL W. Studien über Ökologie und Geographie der Diplopoden hauptsächlich der Ostalpen. 112. Diplopoden-Aufsatz. S. 35.
- WEYRAUCH, WOLFGANG K. Die Hypnose bei *Forficula auricularia* L. 4. Beitrag zur Mneme. S. 109.
- WIEHLE, HERMANN. Weitere Beiträge zur Biologie der Araneen, insbesondere zur Kenntnis des Radnetzbaues. S. 262.

Monographien zum Pflanzenschutz

Herausgegeben von Professor Dr. H. Morstatt, Berlin-Dahlem

Heft 1:

Der Apfelblattsauger

Psylla mali Schmidberger

Von

Dr. Walter Speyer

Regierungsrat bei der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Zweigstelle Stade

Mit 59 Abbildungen. VII, 127 Seiten. 1929
RM 9.60

Inhaltsübersicht: Einleitung. Der Apfelblattsauger: Beschreibung. Entwicklung. Lebensweise. Feinde und Parasiten. Bekämpfung. Schlußwort. Schriftenverzeichnis.

Heft 2:

Die Rübenblattwanze

Piesma quadrata Fieb

Von

Dr. Johannes Wille

Aschersleben

Mit 39 Abbildungen. III, 116 Seiten. 1929
RM 9.60

Inhaltsübersicht: Einleitung. Name und Synonyme. Systematische Stellung. Nährpflanzen. Geographische Verbreitung und Schadgebiete. Morphologie. Biologie. Die durch die Rübenblattwanze hervorgerufene Kräuselkrankheit. Die Bekämpfung der Rübenblattwanze und der Wanzenkräuselkrankheit. Literatur.

Heft 3:

Die Forleule

Panolis flammea Schiff

Von

Dr. Hans Sachtleben

Regierungsrat bei der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem

Mit 35 Abbildungen im Text und einer mehrfarbigen Tafel. IV, 160 Seiten. 1929
RM 15.80

Inhaltsübersicht: Historischer Überblick über die Forleulenkalamitäten. Name und systematische Kennzeichnung. Geographische Verbreitung. Gestalt und Färbung. Biologie. Parasiten, Feinde und Krankheiten. Entstehen, Dauer und Beendigung einer Forleulenkalamität. Die Erholung der Kiefer nach dem Fraß der Forleule. Bekämpfung. Literaturverzeichnis.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Soeben erschien:

Resorption und Exkretion

Bildet Band IV vom

„Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie
mit Berücksichtigung der experimentellen Pharmakologie“

Mit 186 zum Teil farbigen Abbildungen. XII, 889 Seiten.
1929. RM 99.—; in Halbleder gebunden RM 107.—

Aus dem Inhalt:

Resorption und Ablagerung: Die Resorption aus dem Darm. Von Professor Dr. Fritz Verzár-Debreczen. — Störungen in der Darmresorption. Von Professor Dr. Richard Seyderhelm-Frankfurt a. M. — Pharmakologie der Resorption im Magendarmkanal. Von Professor Dr. Paul Trendelenburg-Berlin. — Resorption durch die Haut. Von Professor Dr. Stephan Rothman-Budapest. — Resorption aus dem Peritoneum und anderen serösen Höhlen. Von Professor Dr. Rudolf Mond-Kiel. — Vergleichend Physiologisches über Resorption. Von Professor Dr. Hermann Jordan-Utrecht. — **Exkretion:** Anatomie der Nierensysteme. Von Prof. Dr. Wilhelm von Möllendorff-Freiburg i. Br. — Der Harn. Physikalische Eigenschaften und chemische Zusammensetzung. Von Professor Dr. Ernst Schmitz-Breslau. — Die Absonderung des Harns unter verschiedenen Bedingungen einschließlich ihrer nervösen Beeinflussung und der Pharmakologie und Toxikologie der Niere. Von Professor Dr. Philipp Ellinger-Heidelberg. — Theorien der Harnabsonderung. Von Professor Dr. Philipp Ellinger-Heidelberg. — Nierenerkrankungen. Anatomie, Ursachen und Harnveränderungen (auch Urämie) einschließlich Funktionsprüfungen der Niere. Von Prof. Dr. Leo Lichtwitz-Altona. — Nierenartige Exkretionsorgane Wirbelloser. Von Professor Dr. Otto Fürth-Wien. — Prinzipien der Konkrementbildung. (Bildung der Gallensteine und Harnsteine.) Von Professor Dr. Leo Lichtwitz-Altona. — Der Darm als Exkretionsorgan. Von Professor Dr. Julius Strasburger-Frankfurt a. M. — Die Faeces. Von Professor Dr. Julius Strasburger-Frankfurt a. M. — Die Haut als Exkretionsorgan. Von Prof. Dr. Alfred Schwenkebecher-Marburg. — Die Leber als Exkretionsorgan. Von Dr. Abraham Adler-Leipzig. — Die Herausbeförderung des Harnes. Von Dr. Abraham Adler-Leipzig. — Sachverzeichnis.

Verlag von Julius Springer in Berlin

Hierzu zwei Beilagen vom Verlag Julius Springer in Berlin/Wien